annales de l'amélioration des plantes

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE
I. N. R. A.
Centre de Recherches de RENNES
STATION D'AMÉLIORATION DES PLANTES
B.P. 29 - 35650 LE RHEU
Tél. : (99) 00.71.92

Trimestriel

1973

Vol. 23 . N° 1

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (1), 1-12.

THE FRUITFULNESS OF GRAPE BUDS

I. — MEASURING BUD FRUITFULNESS ON FORCED SINGLE-NODE CUTTINGS

P. MAY and A. J. ANTCLIFF

Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization,
Division of Horticultural Research,
G. P. O. Box 350,
Adelaide, South Australia, 5001

SUMMARY

Single-node cuttings of a number of cultivars of *Vitis vinifera* L., collected in the field during winter, were forced at 20°C. After early exponential increases, growth of shoots and inflorescences slowed down about seven days from bud burst. At that time, the stage of differentiation of inflorescences differed considerably between cultivars. Within any one cultivar, these differences were not responsible for the wide variation in inflorescence weight. They were also independent of the time taken to reach bud burst, whether this varied because of endogenous factors or because of dormancy-breaking treatment.

It is concluded that valid estimates of bud fruitfulness are obtained when the number and weight of inflorescences on single-node cuttings, held at 20°C with or without prior dormancy-breaking treatment, are measured seven days after bud burst.

INTRODUCTION

In winter, the fruiting potential of the grape vine (*Vitis vinifera* L.) is indicated by the fruitfulness of the buds, *i. e.* by the number and size of the inflorescence primordia which have been initiated within the bud during the preceding growing season. Bud fruitfulness varies with cultivar, environment, and the position of the bud along the cane (HUGLIN, 1958). As a major determinant of yield, it has often been measured, e. g. to advise on pruning and to predict potential yield (ANTCLIFF and WEBSTER, 1955) and to evaluate experiments on fruitbud initiation in the field (MAY, 1966) or under controlled conditions (BUTTROSE, 1969).

Because it is difficult to measure inflorescence size, bud fruitfulness has most frequently been characterized by the mean number of inflorescences counted in dissected buds before bud burst or on emerged shoots after bud burst (e. g. HUGLIN, 1958; ALLEWELDT, 1959; LAVEZZI, 1968). Similar information has been obtained by observing the growth on forced cuttings (BRIZZA and MILOSAVLJEVIĆ, 1954; WURGLER *et al.*, 1955; MAY, 1961). Differences in the size of inflorescence primordia have been determined, mainly for the cv. « Sultana » (syn. « Sultanina », « Thompson Seedless »), from estimates of the areas of cross-sections in buds dissected under low magnification (BARNARD and THOMAS, 1933; ANTCLIFF and WEBSTER, 1955) or by weighing the primordia on a microbalance (MAY, 1966).

The comparative study of bud development and fruitfulness of a number of grape cultivars, presented in this and a subsequent paper, formed part of an investigation on ways to forecast crop. The present paper describes tests of the validity of the method used for this investigation, while the second paper will describe the variability in bud fruitfulness found by using this method, *i. e.*, the measurement of number and size of inflorescences on forced, single-node cuttings without roots. Three questions are considered in this paper:

1. how do inflorescence primordia develop during bud burst of such cuttings;

2. is the weight of inflorescences, measured soon after bud burst, an indicator of their final size;

3. is the weight of inflorescences related to the speed of bud development and, more specifically, does artificial termination of dormancy, necessary for making measurements before mid-winter, affect the subsequent assessment of bud fruitfulness.

MATERIALS AND METHODS

The grape cuttings of all but two cultivars used in these experiments came from the original variety collection of the C. S I R. O. Division of Horticultural Research, Merbein, Victoria, which was established between 1946 and 1950 from source material obtained within Australia. The collection comprised three or four vines of each cultivar, trained as cordons and spur-pruned. Cuttings of « Sultana », which is cane-pruned, and « Gordo Blanco » were taken from larger plantings. The true identity of four cultivars, « Clare Riesling », « Doradillo », « False Pedro », and « Moschata Paradisa », has been lost; the first three, grown commercially in Australia, have been described by BOEHM and TULLOCH (1967). « Moschata Paradisa », which is not grown commercially, was the only cultivar used which showed signs of not being pure *V. vinifera* L.

Canes to be used in the experiments were collected during the dormant season from all the vines of each cultivar. On the day of collection, each cane was divided into single-node cuttings which were placed in a systematic order in trays filled with tap water or damp perlite and held in a room at about 20°C in subdued natural light. Temperature fluctuated little within any one season, but from year to year it may have varied by as much as 3°. The date of bud burst was noted for each cutting during daily inspections. A bud was assumed to have burst when green leaf tissue (as distinct from green bud scales) became first visible, as described by ANTCLIFF and MAY (1961). A specified number of days after burst each bud was harvested and its growth measured. Figure 1 illustrates the arrangement for forcing and harvesting the cuttings. Where applicable, fresh weight of inflorescences [1] was determined using an analytical balance.

[1] By definition, an inflorescence primordium becomes an inflorescence when the flowers are differentiated. The observations reported here were made during the transition from the former to the latter; throughout this paper, the word inflorescence will be used for both forms.



FIG. I. — Bottom : *Forcing and harvesting single-node cuttings*

The day of budburst is marked by colour-coded drawing-pins to allow harvest seven days after burst

Top : *Cuttings used in the first experiment*

FIG. I. — En bas : *Forçage et récolte de boutures à un œil*

La date de débourrement est indiquée par des punaises de couleur pour permettre la récolte sept jours après

En haut : *Boutures utilisées dans la première expérience*

RESULTS

A. — *Development of shoots and inflorescences during bud burst*

From vines of the six cultivars shown in figure 2, canes were sampled on August 31 [1]. Fifty single-node cuttings from the middle portions (nodes 5-10) of the canes of each cultivar were divided at random into five groups and forced into growth as described above. Depending on the group to which it belonged, each cutting was harvested 0, 3, 7, 12, or 18 days after its bud had burst, and the length of the shoot

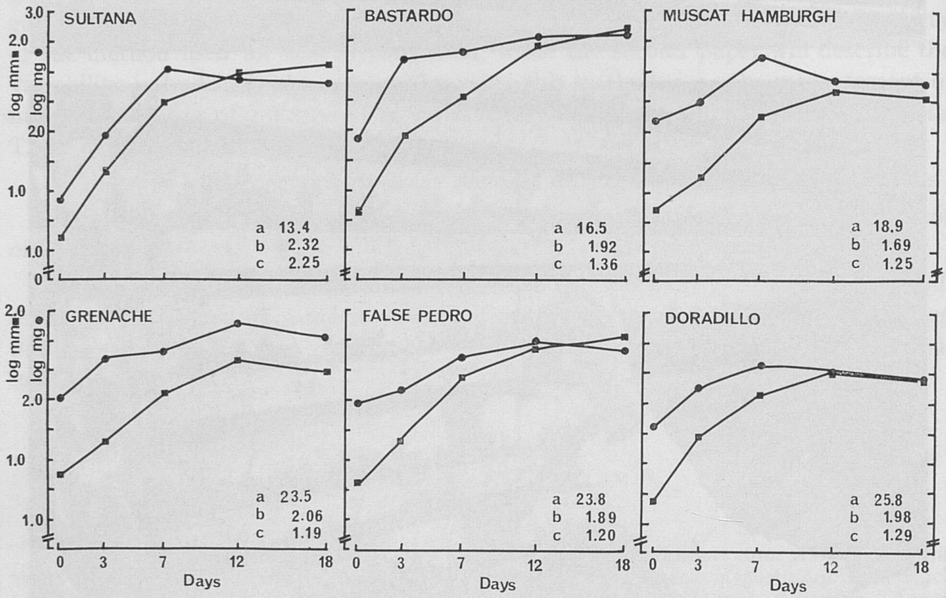


FIG. 2. — *Logarithmic transformation of shoot length* (mm■) *and inflorescence weight* (*mg*, ●) *at bud burst* (day 0) *and 3, 7, 12 and 18 days thereafter, of single-node cuttings of six cultivars held at 20°C*

a : mean « days to bud burst »

b : $\dfrac{\text{log shoot length on day 7}}{\text{log shoot length on day 0}}$

c : $\dfrac{\text{log inflorescence weight on day 7}}{\text{log inflorescence weight on day 0}}$

FIG. 2. — *Transformation logarithmique de la longueur du rameau* (mm) *et du poids de l'inflorescence* (mg) *au débourrement* (jour 0), *et 3, 7, 12 et 18 jours après, de boutures à un œil de six cultivars maintenus à 20°C*

a : date moyenne de débourrement

b : $\dfrac{\text{log longueur du rameau le 7}^{\text{e}}\text{ jour}}{\text{log longueur du rameau le jour 0}}$

c : $\dfrac{\text{log poids de l'inflorescence le 7}^{\text{e}}\text{ jour}}{\text{log poids de l'inflorescence le jour 0}}$

[1] In the Australian Murray Valley, bud burst in the field occurs mainly during September.

and the weight of its inflorescences measured. All 300 primary buds burst. As shown by the values listed as (*a*) in figure 2, the mean « days to bud burst » varied by more than 10 days between the cultivars, but it did not differ significantly between the five groups of each cultivar. About ten days elapsed between the bursting of the earliest and latest buds of the early-bursting cultivars « Sultana » and « Bastardo », but about 20 days in the late-bursting « Doradillo ». Within each cultivar, the five groups did not differ significantly in mean number of inflorescences per shoot.

In general, inflorescence weight per shoot and shoot length tended to increase at exponential rates until day 7. From then on, growth slowed down and, by day 18, inflorescences had almost ceased to increase in weight.

Growth rates of shoots and inflorescences, up to day 7 after bud burst, tended to be somewhat faster for the earlier than for the later bursting cultivars, as shown by the values for (*a*), (*b*) and (*c*) in figure 2.

B. — *The relation between the weight and the development of inflorescences, seven days after bud burst*

After buds commence to swell, inflorescences develop quickly until all flowers are formed (PRATT, 1971). Seven days after bud burst, inflorescence weights vary widely even for comparable buds of the same cultivar. In the previous experiment, e. g., the largest basal inflorescences weighed four to ten times more than the smallest ones, depending on cultivar. Such differences may reflect, firstly, differences in the final size of the fully differentiated inflorescences or, secondly, differences due to differing stages of development. A close relationship between the weight and the stage of development would support the second assumption, lack of such a relationship the first one. The following experiment was designed to see whether any such relationship could be found.

Buds on nodes 3 to 14 of each of four canes, taken fom the ten cultivars shown in figure 3, were made to burst, as described above, from mid-August onwards. After weighing them seven days after bud burst, six or more of the smallest and of the largest inflorescences of each cultivar were selected at random from among all node-positions and canes. They were fixed, sectioned, and stained by standard techniques (FAA, TBA-series, safranin-fast green ; JENSEN, 1962) to determine the stage of floral differentiation.

Four stages were distinguished which are named in the legend of figure 3, where the fresh weight and stage of differentiation of each inflorescence is given, and illustrated in figure 4.

Within each cultivar, there was a general tendency for bigger bunches to be further developed than smaller ones ; but this relationship was tenuous and there were many exceptions — large inflorescences being at an early stage of differentiation and small ones at a later stage. As the weights of the inflorescences were chosen to vary widely it appears unlikely that in a normally distributed population differences in the weight of inflorescences would be due primarily to differences in the stages of differentiation reached at the time of measuring.

This is further illustrated in figure 4, which shows cross sections of small and large inflorescences of four cultivars. There were considerable differences between cultivars in the stage of differentiation of the inflorescences, and these were not related

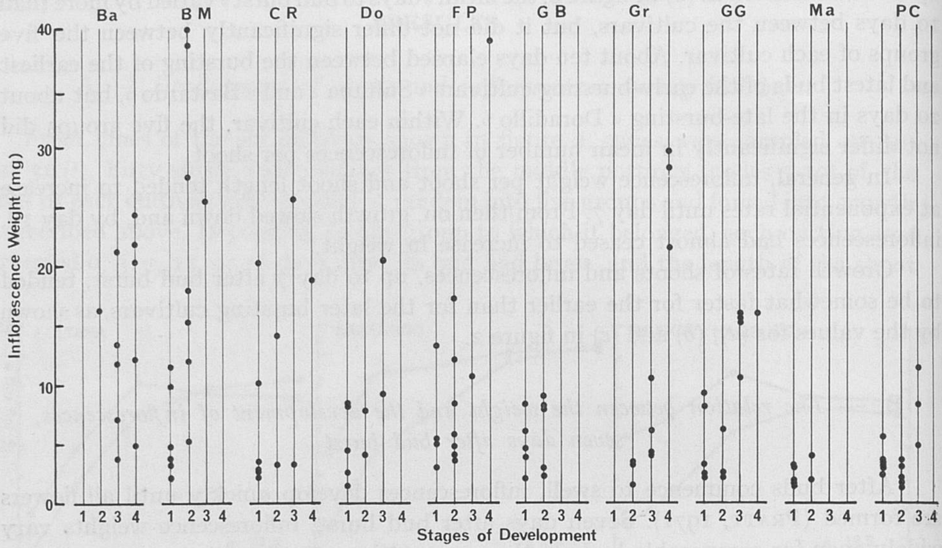


FIG. 3. — *Fresh weight and stage of development of a number of small and large inflorescences, harvested from single-node cuttings of ten cultivars, held at 20°C until seven days after bud burst*

Stages 1 to 4 are as follows:

Stage 1 : Individual flower initials not yet discernible.
Stage 2 : Flower initials present, but corolla not yet discernible.
Stage 3 : Corolla present on at least some flowers.
Stage 4 : Indication of anther formation in at least some flowers.

Ba : « Bastardo »
BM : « Black Malaga »
CR : « Clare Riesling »
Do : « Doradillo »
FP : « False Pedro »
GB : « Gordo Blanco »
Gr : « Grenache »
GG : « Gros Guillaume »
Ma : « Mataro »
PC : « Purple Cornichon »

FIG. 3. — *Poids frais et stade de développement d'un certain nombre de petites et de grandes inflorescences récoltées à partir de boutures à un œil de dix cultivars, maintenues à 20°C jusqu'au 7e jour après débourrement*

Les stades 1 à 4 sont les suivants :

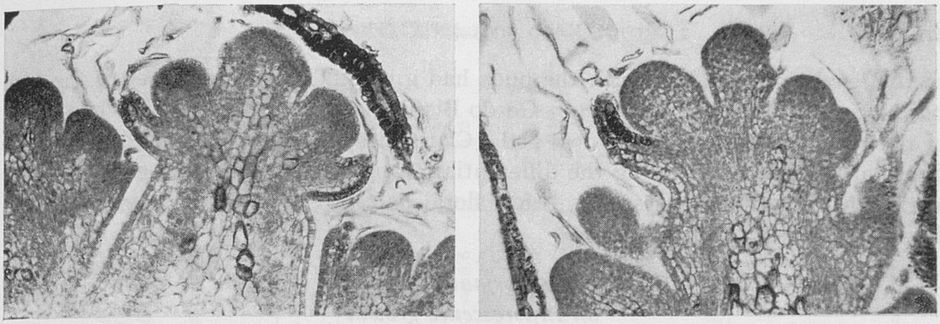
Stade 1 : ébauche de la fleur impossible à discerner.
Stade 2 : ébauche de la fleur visible mais corolle non discernable.
Stade 3 : corolle visible au moins sur quelques fleurs.
Stade 4 : indice de la formation d'anthère au moins sur quelques fleurs.

FIG. 4. — *Longitudinal sections of small* (left) *and large* (right) *inflorescences of the cultivars « Purple Cornichon », « Gordo Blanco », « Bastardo », and « Clare Riesling, » harvested seven days after bud burst*

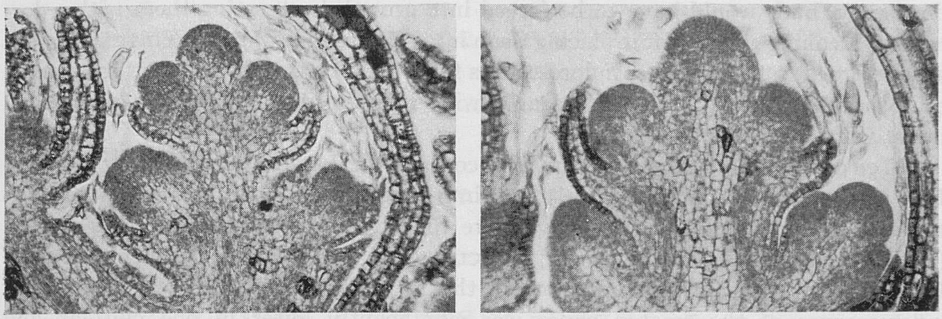
The fresh weight and stage of differentiation (1), (2), (3), (4), see fig. 3) of each inflorescence are given →

FIG. 4. — *Coupe longitudinale d'inflorescences, petites* (à gauche) *et grandes* (à droites), *des cultivars « Purple Cornichon », « Gordo Blanco », « Bastardo » et « Clare Riesling » prélevées 7 jours après débourrement*

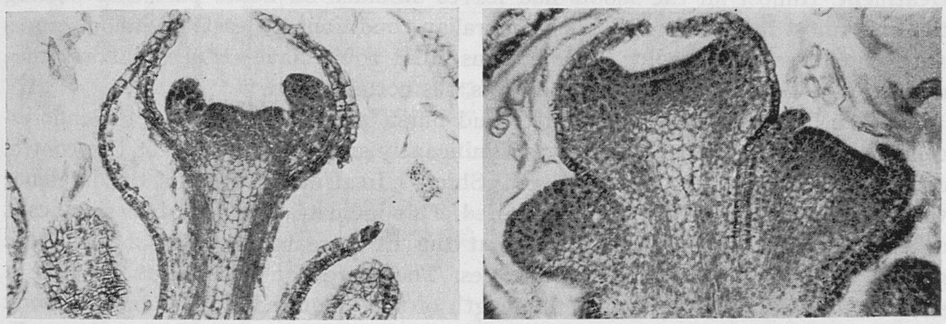
Le poids frais et le stade de différenciation (1), (2), (3), (4), (voir fig. 3) de chaque inflorescence sont indiqués



21mg ② PURPLE CORNICHON ① 55mg



22mg ② GORDO BLANCO ② 90mg



49mg ④ BASTARDO ③ 277mg



34mg ③ CLARE RIESLING ④ 187mg

FIG. 4

to the lenght of time for which the buds had grown. The inflorescences of the late bursting « Purple Cornichon » and « Gordo Blanco » were at stage 1 or 2 while those of the earlier bursting « Bastardo » and « Clare Riesling » were at stage 3 or 4. The figure also shows that during the differentiation of individual flowers each growing apex divides into three (stage 2), before floral parts are formed on any individual flower.

C. — *The effect of dormancy-breaking treatment on inflorescence growth*

If determinations of bud fruitfulness were to be made before the end of organic dormancy, buds would have to be forced into growth by treating them with a dormancy-breaking agent, before placing them into a warm environment. This experiment was designed to test whether inflorescences from buds treated by one of these agents, ethylene chlorhydrin, were comparable with inflorescences from buds which had burst without pre-treatment.

Ten canes of each of 15 cultivars were collected in the field between July 9 and 11. Five canes each were immediately cut into single-node cuttings and nodes 3 to 14 installed in trays. The other five were first treated with ethylene chlorhydrin (ECH ; 3 ml per 20 l for 24 hours ; ANTCLIFF and MAY, 1961). Buds treated with ECH brust significantly earlier in 14 of the 15 cultivars (table 1). The number of inflorescences of the treated canes was significantly lower in one cultivar and tended to be lower in most others. This however cannot be attributed to the ECH-treatment. Almost all the shoots had leaves unfolded on nodes past that bearing the uppermost inflorescence. Under Australian conditions at least, all inflorescences are formed in the preceding season ; thus ECH could have reduced inflorescence number only by causing tissue death. This was not observed.

When harvested seven days after bud burst, as described above, the inflorescence weight of the treated canes was significantly greater than that of the control canes in « Clare Riesling », but smaller in « Shiraz ». In all other cultivars, the difference was not significant and its direction varied. This indicates that the two significant differences were due to chance and that the ECH-treatment did not affect the growth relationships of the inflorescences. The regression coefficients in table 1 show that within any one group the length of time required by the bud to burst did not affect inflorescence weight per node. Only one of the 30 regression coefficients reached significance.

Thus the differences in inflorescence weight seven days after bud burst are apparently pre-determined, and not due to variations in the time between the commencement of the forcing treatment and bud burst, whether caused by unknown endogenous factors of by the application of dormancy-breaking agents, such as ECH.

DISCUSSION

When grown under favorable conditions, single-node grape cuttings develop into mature plants, but seldom retain their inflorescences (ALEXANDER and WOODHAM, 1963). The present results show that inflorescences develop satisfactorily

TABLE I

Mean days to bud burst, mean number of inflorescences per node, mean weight of inflorescences per node, and regression coefficient b for inflorescence weight per node (weight) *on days to bud burst* (time) *for single—node cuttings forced at 20°C, with* (+ ECH) *or without* (— ECH) *pre-treatment with ethylene chlorhydrin, and harvested seven days after bud burst*

	Days to burst		Inflorescence number		Inflorescence weight		b Weight on time	
	+ ECH	— ECH	+ ECH	— ECH	+ ECH	— ECH	+ ECH	— ECH
« Alvarelhao »	25.3 (3)	31.8	2.07 (2)	2.15	28	16	+ 0.8	— 2.3
« Bastardo »	22.7 (1)	25.8	2.01	2.25	21	23	+ 19.9	+ 11.9 (4)
« Black Malaga »	26.2 (1)	32.9	1.54	1.69	49	38	— 9.1	+ 4.5
« Clare Riesling »	26.0 (2)	35.2	2.57	2.54	26 (1)	17	— 9.8	— 9.2
« False Pedro »	20.6 (3)	29.8	1.83	2.00	17	15	— 8.6	+ 4.2
« Gordo Blanco »	33.8 (2)	46.6	2.09	2.17	12	12	+ 1.2	— 1.9
« Grenache »	26.1 (2)	30.6	1.98	1.98	28	30	+ 3.9	— 0.6
« Gros Guillaume »	27.3 (2)	31.2	2.17	2.40	11	9	— 3.8	— 4.5
« Marsanne »	29.7	32.2	2.46	2.67	20	22	+ 0.6	— 4.3
« Mataro »	27.9 (1)	37.0	1.87	1.93	8	6	— 0.2	+ 0.2
« Moschata Paradisa »	26.4 (1)	29.2	1.51	1.65	10	12	+ 0.7	— 5.1
« Muscat Hamburgh »	25.1 (3)	30.9	1.88	2.03	34	30	+ 10.2	+ 1.8
« Purple Cornichon »	27.2 (3)	35.8	1.08	1.39	6	5	— 0.2	— 0.8
« Santa Paula »	26.2 (1)	29.1	1.38	1.33	11	13	— 1.4	— 3.2
« Shiraz »	21.7 (3)	29.0	2.07 (2)	2.81	11 (1)	24	— 1.5	— 2.6

Where not marked otherwise, differences between + ECH and — ECH are not significant.
(1) + ECH and — ECH differ significantly $P < 0.05$.
(2) + ECH and — ECH differ significantly $P < 0.01$.
(3) + ECH and — ECH differ significantly $P < 0.001$.
(4) Significant at $P = 0.01$.

on such cuttings for seven days after bud burst, allowing reliable determinations of bud fruitfulness at that time. This agrees with the work of MULLINS (1966, 1967) who obtained normal development of inflorescences if single-node cuttings were treated appropriately within seven days from bud burst.

The determination of the day on which a bud is deemed to have burst is somewhat controversial; it has been discussed amongst others by POUGET (1963) and ANTCLIFF and MAY (1961). Here, the criterion of a serrated leaf-edge showing through the green bud-scales has been chosen because it can be used objectively by an inexperienced observer. In sets of buds used for this method of determining fruitfulness bud burst must proceed speedily as happens when dormancy-breaking treatments are given or when the buds are taken from the field well after dormancy has ended. In such buds, from the same cultivar, the difference in time between the various stages characterizing bud burst is brief and constant.

Here, the time of bud burst has been calculated as the arithmetic mean of the days required by each bud to pass from the beginning of forcing to bud burst. This does not allow weighting for buds with abnormally delayed burst or for buds which do not burst at all. However because of the primary requirement to include only normally developing buds this value is sufficiently informative, particularly since it is of only secondary interest in the present context.

For the climatic conditions of Germany, ALLEWELDT and BALKEMA (1965) reported that flowers are differentiated during the summer and autumn of the season in which the inflorescence primordia arise. Under the conditions encountered in the Australian Murray Valley, and for the cultivars here examined, flower initiation does not occur until the beginning of the following season. Even seven days after bud burst, *i. e.* 25 to 30 days after transfer into a growth-inducing environment, only 33 out of 112 inflorescences had reached stage 3, the appearance of the corolla on some flowers. Very prevalent at that time was stage 2, during which the growing apices divide into three, a stage not mentioned by the above authors, but illustrated by BARNARD and THOMAS (1933). Further work is needed to determine whether the large differences in development of inflorescences of different cultivars, shown in figure 4, originate before the onset or after the termination of dormancy.

Under Australian conditions, the differences in speed of bud burst of ECH-treated and untreated buds become progressively less as sampling in the field proceeds from autumn towards August (ANTCLIFF and MAY, 1961). This is in contrast to French conditions where POUGET (1963) found a definite change in bud behaviour at a time corresponding to early June. In the experiment described in table 1, all cultivars except one burst more quickly when ECH was applied towards mid-July and there is no reason to suspect that the determination of bud fruitfulness would give different results if buds were sampled earlier, from mid-May onwards. CAROLUS and POUGET (1971) have shown that the tissues of inflorescences show normal development after dormancy has been lifted artificially. This reinforces the present conclusion that dormancy-breaking treatment does not affect the subsequent determination of bud fruitfulness.

In conclusion, the present paper describes a method for measuring bud fruitfulness during winter and early spring, either before or after buds have come out of organic dormancy. The method is easier than the dissection of dormant buds funder the microscope, particularly in cultivars with very hairy buds. It will allow

exact determination of the numbers of inflorescences and comparative determinations of inflorescence size. The results of investigating bud fruitfulness by this method will be described in a subsequent paper.

Reçu pour publication en février 1973.

RÉSUMÉ

LA FERTILITÉ DES BOURGEONS CHEZ LA VIGNE.

I. — MESURE DE LA FERTILITÉ DES BOURGEONS SUR DES BOUTURES A UN ŒIL, FORCÉES

Des boutures à un œil, de plusieurs cultivars de *Vitis vinifera* L., récoltées au champ en hiver, ont été forcées à 20°C. La croissance des tiges et des inflorescences est d'abord exponentielle, puis se ralentit au bout d'environ sept jours après le débourrement. A ce moment, l'état de différenciation des inflorescences varie considérablement selon les cultivars. Pour un même cultivar, ces différences ne sont pas responsables de la grande variation de poids des inflorescences. Elles sont aussi indépendantes du temps mis pour atteindre le débourrement, que celui-ci varie sous l'influence de facteurs endogènes ou d'un traitement de levée de dormance.

On en conclut que l'on peut obtenir de bonnes estimations de la fertilité des bourgeons en relevant, sept jours après débourrement, le nombre et le poids des inflorescences sur les boutures à un œil maintenues à 20°C et ayant subi, ou non, un traitement de levée de dormance.

REFERENCES

ALEXANDER D. McE., WOODHAM R. C., 1963. The propagation of Sultana vines which bear fruit in their first year. *J. hort. Sci.* **38**, 307-9.

ALLEWELDT G., 1959. Untersuchungen über die Gescheinszahl der Reben. *Wein-Wiss.* **14**, 61-69.

ALLEWELDT G., BALKEMA G. H., 1965. Über die Anlage von Infloresenz- und Blütenprimordien in den Winterknospen der Rebe. *Z. Acker-u. PflBau*, **123**, 59-74.

ANTCLIFF A. J., WEBSTER W. J., 1955. Studies on the Sultana vine. I. Fruit bud distribution and bud burst with reference to forecasting potential crop. *Aust. J. agric. Res.* **6**, 565-88.

ANTCLIFF A. J., MAY P.,1961. Dormancy and bud burst in Sultana vines. *Vitis*, **3**, 1-14.

BARNARD C.,THOMAS J. E., 1933. Fruit bud studies. II. The « Sultana » : Differentiation and development of the fruit buds. *J. Coun. sci. industr. Res. Aust.*, **6**, 285-294.

BOEHM E. W., TULLOCH H. W., 1967. *Grape varieties of South Australia.* Department of Agriculture, South Australia, Adelaïde.

BRIZA K., MILOSAVLJEVIĆ M., 1954. Untersuchung der Fruchtbarkeit der Rebenknospen während der Winterruhe (Youg.-All.). *Zborn. Rad. Poljopriv. Fak. Univ. Beogr.* **2**, 2, 214-27.

BUTTROSE M. S., 1969. Fruitfulness in grapevines : effects of light intensity and temperature. *Bot. Gaz.* **130**, 166-73.

CAROLUS Mauricette, POUGET R., 1971. Évolution morphologique et croissance de bourgeons latents de Vigne (*Vitis vinifera* L.) après un traitement artificiel de levée de dormance. *C. R. Acad. Sci. Paris*, Sci.D, **273**, 75-78.

HUGLIN P., 1958. Recherches sur les bourgeons de la vigne : Initiation florale et développement végétatif. *Ann. Amélior. Plantes*, **8**, 113-272.

JENSEN W. A., 1962. *Botanical histochemistry.* W. H. Freemen and Co., San Francisco and London, 408 p.

LAVEZZI A., 1968. Indagine sperimentale sulla fertilita delle gemme in 26 varieta dis *Vitis vinifera*. *Riv. Vitic. Enol.* **21**, 299-306.

MAY P., 1961. The value of an estimate of fruiting potential in the « Sultana ». *Vitis*, **3**, 15-26.

MAY P., 1966. The effect of direction of shoot growth on fruitfulness and yield of « Sultana » vines. *Aust. J. agric. Res.* **17**, 479-490.

MULLINS M. G., 1966. Test-plants for investigations of the physiology of fruiting of *Vitis vinifera* L. *Nature*, Lond. **209**, 419-20.

MULLINS M. G., 1967. Regulation of fruit set in the grape vine. *Aust. J. biol. Sci.* **20**, 1141-1147.

POUGET R., 1963. Recherches physiologiques sur le repos végétatif de la Vigne (*Vitis vinifera* L.) : la dormance des bourgeons et le mécanisme de sa disparition. *Ann. Amélior. Plantes*, **13**, (hors série 1), 1-247.

PRATT C., 1971. Reproductive anatomy in cultivated grapes, a review. *Am. J. Enol. Vitic.* **22**, 92-109.

WURGLER W., LEYVRAZ H., BOLAY A., 1955. Peut-on prévoir le rendement de la vigne avant le débourrement? *Rapp. Activ. Stns. Féd. Essais agric., Lausanne*, 1954, 783-86.

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (1), 13-26.

THE FRUITFULNESS OF GRAPE BUDS

II. — THE VARIABILITY IN BUD FRUITFULNESS IN TEN CULTIVARS OVER FOUR SEASONS

P. MAY and K. M. CELLIER [1]
with the technical assistance of J. HAWKES [1]

Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization,
Division of Horticultural Research,
G. P. O. Box 350,
Adelaide, South Australia, 5001

SUMMARY

The fruitfulness of the buds on nodes 3 to 14 of canes from ten cultivars of *Vitis vinifera* L., sampled during winter in four consecutive seasons from the same three or four vines, was measured by counting and weighing the inflorescences seven days after the buds had burst on single-node cuttings held at 20°C.

In each of the 40 groups, most of the buds burst. Cultivars differed by as much as 20 days in the mean « days to bud burst ». Linear, quadratic, or cubic regressions could be fitted to the node-position means of most groups ; they accounted for from 50 to over 75 p. 100 of the variability along the cane. In general, the distal buds burst before the proximal buds, but this difference never exceeded four days.

The mean number of inflorescences per node was about one in three cultivars (« Black Malaga », « Doradillo » and « Purple Cornichon ») and from 1.6 to 2.1 in the other seven (« Bastardo », « Clare Riesling », « False Pedro », « Gordo Blanco », « Grenache », « Gros Guillaume » and « Mataro »). It differed significantly from year to year in nine cultivars. In 38 groups, significant regressions accounted for from 50 to over 80 p. 100 of the trend along the cane. In most cases, a quadratic regression fitted the node-position means best, but a few groups showed linear or cubic trends. There were significant interactions between season and linear trend in most cultivars, while the interactions of season and quadratic trend were seldom significant. This suggested that the curvature along the cane, being similar from year to year, is genetically fixed, while the linear trend, *i. e.* the increase in inflorescence number from the basal buds towards the tip of the cane, is influenced by seasonal conditions.

The trends in the weight of inflorescences per node were similar to those in the number of inflorescences per node but the differences between cultivars were much larger and the variability between seasons and along the cane were also greater. There was a six-fold difference between the means of the cultivars with the smallest and the largest inflorescences.

Number and weight of inflorescences per node were positively correlated in 38 groups, but inflorescence number accounted for less than 50 p. 100 of the variability in inflorescence weight

(1) C. S. I. R. O. Division of Mathematical Statistics, Glen Osmond, S. A.

in all and for much less in some cultivars. There was no significant relationship between the seasonal means of inflorescence number and weight.

For shoots with two inflorescences, the mean weight of the proximal inflorescence was usually greater than that of the distal inflorescence. In some cultivars, however, this relationship changed along the cane.

It is concluded that this system of examining bud fruitfulness could be used for the early detection of seasons of abnormally low or high yield-potential. However the method is time-consuming and would not give a close prediction of potential yield. For the varieties tested, and probably for all varieties, the distribution of bud fruitfulness along the cane would allow cane-pruning if this were desirable e. g. for mechanical harvesting.

INTRODUCTION

Fruitfulness of grapevine buds may be assessed by forcing dormant single-node cuttings and measuring the number and weight of inflorescence primordia 7 days after bud burst. The first paper in the series (May and Antcliff, 1973) presented a study which established the validity of the method.

Many grape cultivars grown commercially are pruned to spurs of two or three nodes, and fruitfulness of more distal buds cannot be determined from field observations. The present paper describes fruitfulness of buds along the cane of a number of cultivars, as determined by the bud-forcing technique. The paper also examines the usefulness of examining bud fruitfulness for forecasting the potential crop. It complements information obtained in other viticultural regions and with other cultivars, e. g. in Alsace (Huglin, 1958), Burgundy (Bessis, 1965), Italy (Pastena, 1966 ; Manzo and Viougov, 1970), Germany (Allewelt, 1959), Russia (Blagonravov, 1961), and Greece (Vlachos, 1966) about the trend of fruitfulness along the cane. It establishes methods to statistically analyse such data.

MATERIALS AND METHODS

Observations were made on cane samples from the ten grape cultivars listed in table 1. The source of the canes, the variety collection of the C. S. I. R. O. Division of Horticultural Research, Merbein, Vic., Australia, and the method of collecting and examining them have been described in the previous paper (May and Antcliff, 1973). Twenty canes were collected from three or four vines of each cultivar in each of four consecutive seasons, on July 14, 18, 17 and 18 respectively, *i. e.* about 6 to 8 weeks before bud-burst in the field. Single-node cuttings of nodes 3 to 14 of each cane were forced at 20°C, nodes 1 and 2 being omitted because their very short internodes caused technical difficulties. In the first two years, the cuttings were pretreated with ethylene chlorhydrin (ECH), a dormancy-breaking agent (Antcliff and May, 1961). This was omitted in the last two years. Seven days after each primary bud had burst, the inflorescences arising from it were counted and weighed.

Two-way tables comprising canes and node-positions were compiled for the variables « days to bud burst », « number of inflorescences per node », and « weight of inflorescences per node ». Canes on which four or more values were missing (mainly because the primary buds had not burst) were omitted to avoid the fitting of excessive numbers of missing values. The numbers of canes included and the number of missing values fitted on the retained canes in each of the 40

groups are shown in table I. For each cultivar in each season the data of the three variables were statistically analyzed by two-way analysis of variance, separating the overall variation into that due to canes and node-positions. The sum of squares due to node-positions was partitioned into linear, quadratic, and cubic components by means of orthogonal polynomials and the appropriate curves were fitted to the means of the node-positions. Subsequently, the four single-season

TABLE I

Number of canes (C) *from which nodes 3 to 14 were examined and number of missing values* (MV) *calculated for deficient nodes, for ten cultivars in four seasons*

Cultivar	Season							
	1		2		3		4	
	C	MV	C	MV	C	MV	C	MV
« Bastardo »	20	3	17	4	20	19	18	15
« Black Malaga »	19	7	19	18	12	15	19	18
« Clare Riesling »	19	12	11	11	19	16	17	23
« Doradillo »	20	7	18	5	19	5	19	20
« False Pedro »	20	0	11	11	15	22	19	10
« Gordo Blanco »	20	4	13	11	18	20	19	17
« Grenache »	20	1	18	4	19	5	20	9
« Gros Guillaume »	20	2	17	11	20	11	18	12
« Mataro »	18	12	17	11	20	8	20	8
« Purple Cornichon »	20	7	20	8	12	13	12	18

analyses were combined into a single analysis of variance, as shown in table 2. This analysis enabled a test of the adequacy of the fit of each average curve and a test of the homogeneity of the fitted curves from year to year. The relationships between inflorescence number and inflorescence weight were tested by analyses of covariance. All calculations were done on an electronic computer.

RESULTS

A. — *Bud burst*

Each of the 40 groups shown in table I consisted initially of 240 nodes. In 30 groups, primary shoots were produced on 95 p. 100 or more of all the nodes (including those omitted later) ; bud burst exceeded 90 p. 100 in a further six groups, and the lowest observed value was 80 p. 100.

Significant linear, quadratic, or cubic regressions were fitted to the node-position means of « days to burst » in 37 groups while no detectable trend was found in the remaining three (fig. 1). In general, distal nodes tended to burst earlier than proximal nodes, but these differences seldom exceeded four days, and there were several exceptions to this trend. The curves accounted for more than 75 p. 100 of the variability between node-position means in 22 groups and for more than 50 p. 100 in another 12 groups, as shown by the coefficients of determination.

The course of bud burst along the cane was similar in the seasons with and without ECH treatment. In eight cultivars the overall mean for « days to burst » was less in the two seasons when ECH was used.

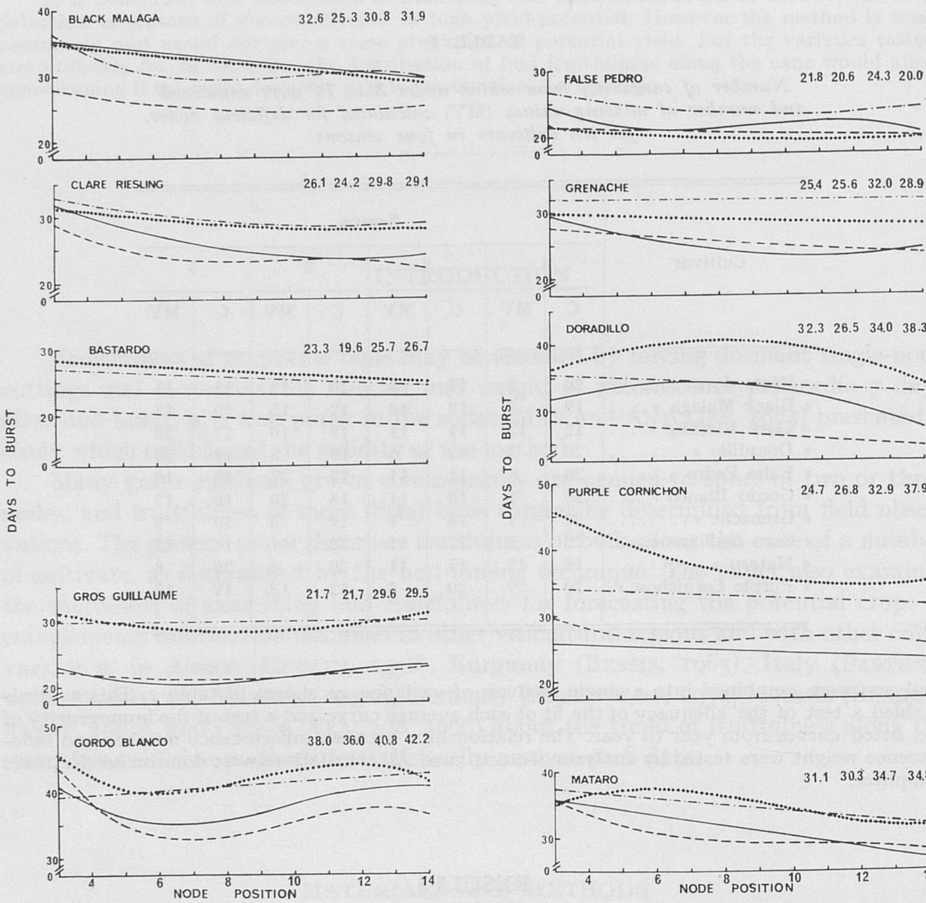


FIG. 1. — *Regression curves for « days to bud burst » on node-positions 3 to 14* (primary nodes only) *for ten cultivars in four seasons*

Where a significant regression could not be fitted, a horizontal line through the mean is shown. The four seasonal means are given for each cultivar.

——— Season 1 -·-·-·-· Season 3
- - - - Season 2 ········ Season 4

FIG. 1. — *Courbes de régression des dates de débourrement aux nœuds 3 à 14* (bourgeons primaires uniquement) *pour dix cultivars, pendant quatre années*

Lorsqu'une régression significative ne peut pas être ajustée, la moyenne suit une ligne horizontale. Les 4 moyennes par année sont données pour chaque cultivar.

In the two seasons when ECH was not used, buds of the early bursting cultivars « Bastardo » and « False Pedro » preceded those of the late bursting « Mataro », « Doradillo » and « Gordo Blanco » by 15 to 20 days. When ECH was applied, the ranking was the same, but the differences were smaller.

B. — *Number of inflorescences per node*

For the ten cultivars, the seasonal means and the four-year average of number of inflorescences per node are shown in figure 2 A. They fall into two groups : in « Purple Cornichon » (PC), « Doradillo » (Do) and « Black Malaga » (BM), the varietal

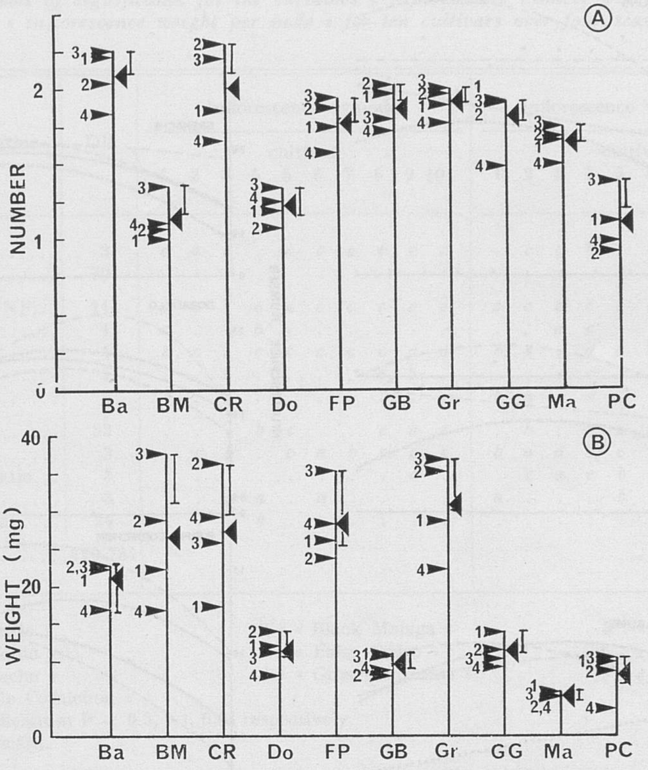


FIG. 2. — *Mean number of inflorescences per node* (A) *and mean weight of inflorescences per node* (B) (primary shoots only) *for ten cultivars in four seasons*

Means for seasons 1 to 4 (1, 2, 3, 4 ►) and overall four-season means (◄) are shown together with least significant differences.

BA : « Bastardo »	GB : « Gordo Blanco »
BM : « Black Malaga »	Gr : « Grenache »
CR : « Clare Riesling »	GG : « Gros Guillaume »
Do : « Doradillo »	Ma : « Mataro »
FP : « False Pedro »	PC : « Purple Cornichon »

FIG. 2. — *Nombre moyen d'inflorescences par nœud* (A) *et poids moyen des inflorescences par nœud* (B) (rameaux primaires uniquement) *pour 10 cultivars pendant 4 années*

Les moyennes de chacune des années 1 à 4 (1, 2, 3, 4 ►) et les moyennes de l'ensemble des 4 années (◄) sont représentées ainsi que les plus petites différences significatives.

mean was about one ; in the other seven cultivars it ranged from 1.6 to 2.1, most nodes producing two inflorescences. In nine cultivars, the four seasonal means differed significantly (table 2). In general, they changed from year to year in a similar

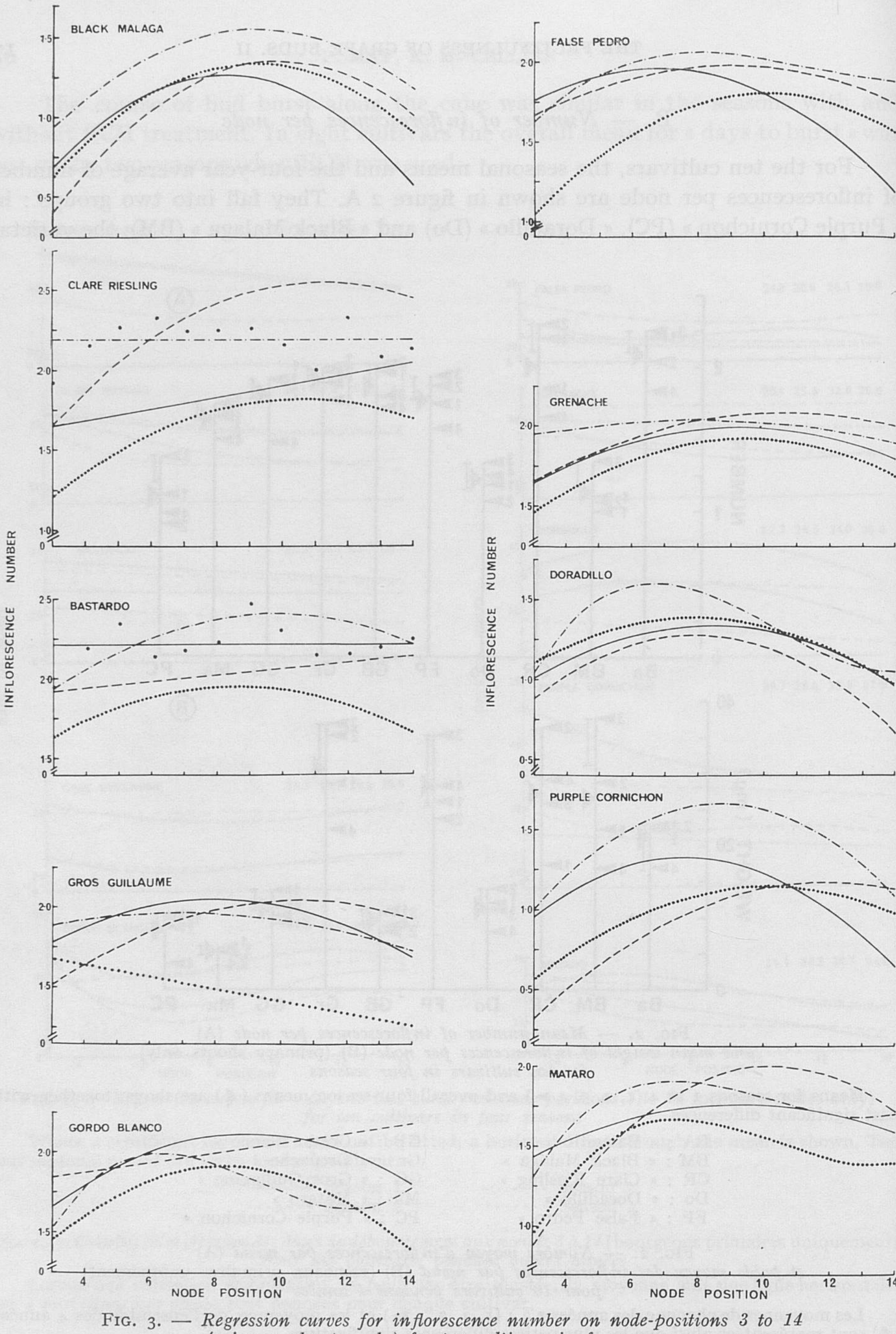


FIG. 3. — *Regression curves for inflorescence number on node-positions 3 to 14* (primary shoots only) *for ten cultivars in four seasons*

Where a significant regression could not be fitted, a horizontal line through the overall mean, together with the actual node-position means, is shown.

——— Season 1 — — — Season 2 — · — · Season 3 · · · · · Season 4

FIG. 3. — *Courbes de régression du nombre d'inflorescences aux nœuds 3 à 14* (rameaux primaires uniquement) *pour 10 cultivars pendant 4 années*

Lorsqu'une régression significative ne peut pas être ajustée, la moyenne globale qui suit une ligne horizontale, et les moyennes réelles par nœud sont indiquées.

way, with season 3 the most fruitful and season 4 the least fruitful. Differences between the smallest and largest seasonal mean ranged from 0.2 to 0.6 inflorescences per node (fig. 2 A).

TABLE 2

Source of variation with degrees of freedom (DF) *and levels of significance for the variables « inflorescence number per node » and « inflorescence weight per node » for ten cultivars over four seasons*

Source of variation	DF	Inflorescence n°/node — cultivar 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Inflorescence weight/node — cultivar 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Years (Y)	3	*c*	*a*	*c*	.	*c*	*c*	*c*	*c*	*c*	*c*	.	*c*	*c*	*b*	.	*b*	*c*	*a*	.	*b*
Canes within Y	70																				
Node positions (NP)	11	*c*	*c*	*c*	*c*	*a*	*c*	*c*	*c*	*c*	*c*	*c*	*c*	*c*	*c*	*c*	*c*	*c*	*c*	*c*	*c*
NP, linear	1	*c*	.	.	*b*	.	.	.	.	.	.	.	.	*a*	*c*	.	.	.	.	.	.
NP, quadratic	1	*c*	*c*	*c*	*c*	*c*	*c*	*c*	*c*	*a*	*c*	*c*	*a*	.	*a*	*a*	*c*	*b*	*c*	*c*	*a*
NP, cubic	1	.	.	*b*	.	.	.	.	*a*	*b*	.	.	.	.	*c*	.	*b*	*c*	.	*a*	.
NP, residual	8	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	*b*	*a*	.	*a*	.	.	.	.	.	.
Y × NP	33	.	.	.	*b*	*c*	.	.	*c*	*a*	*c*	.	*b*	.	*b*	*c*	*a*	*c*	*c*	*a*	.
Y × NP, linear	3	.	*c*	*b*	.	*c*	*a*	*b*	*c*	*c*	*c*	*b*	*a*	*a*	.	*c*	*c*	*c*	*c*	*b*	*c*
Y × NP, quadratic	3	.	.	.	.	.	.	.	.	*a*	.	.	*c*	*a*	*c*	*b*	.	*c*	.	.	*a*
Y × NP, cubic	3	.	.	.	*a*	.	*a*	.	.	.	.	*a*	.	.	.	*b*	.	.	*b*	.	.
Y × NP, residual	24	.	.	.	*b*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Error	620-784																				

1 : « Bastardo » 2 : « Black Malaga » 3 : « Clare Riesling »
4 : « Doradillo » 5 : « False Pedro » 6 : « Gordo Blanco »
7 : « Grenache » 8 : « Gros Guillaume » 9 : « Mataro »
10 : « Purple Cornichon »
a, b, c: significant at P < 0.5, 0.1, 0.01 respectively.
. not significant.

In all cultivars, the four-season means of the twelve node-positions showed distinct trends and differed significantly (NP-line, table 2). This also applied for 33 of the 40 single-season groups. As shown in figure 3, linear (5 groups), quadratic (29 groups), or cubic (5 groups) regressions described the trends along the cane; the coefficients of determination exceeded 75 p. 100 in 29 groups and they were lower than 50 p. 100 in only 4 groups. The maxima of most curves were situated between nodes 7 and 10, but there were many exceptions.

As shown in table 2, the average linear trend was not significant (except for « Bastardo » and « Doradillo »), but there was a significant interaction of years × linear trend for most varieties. By contrast the average quadratic trend was significant for most varieties but the interaction of years × quadratic trend was not, *i. e.* the curvature in the response was constant from year to year.

The coefficients of variation (CV) for the ten cultivars in the four seasons are

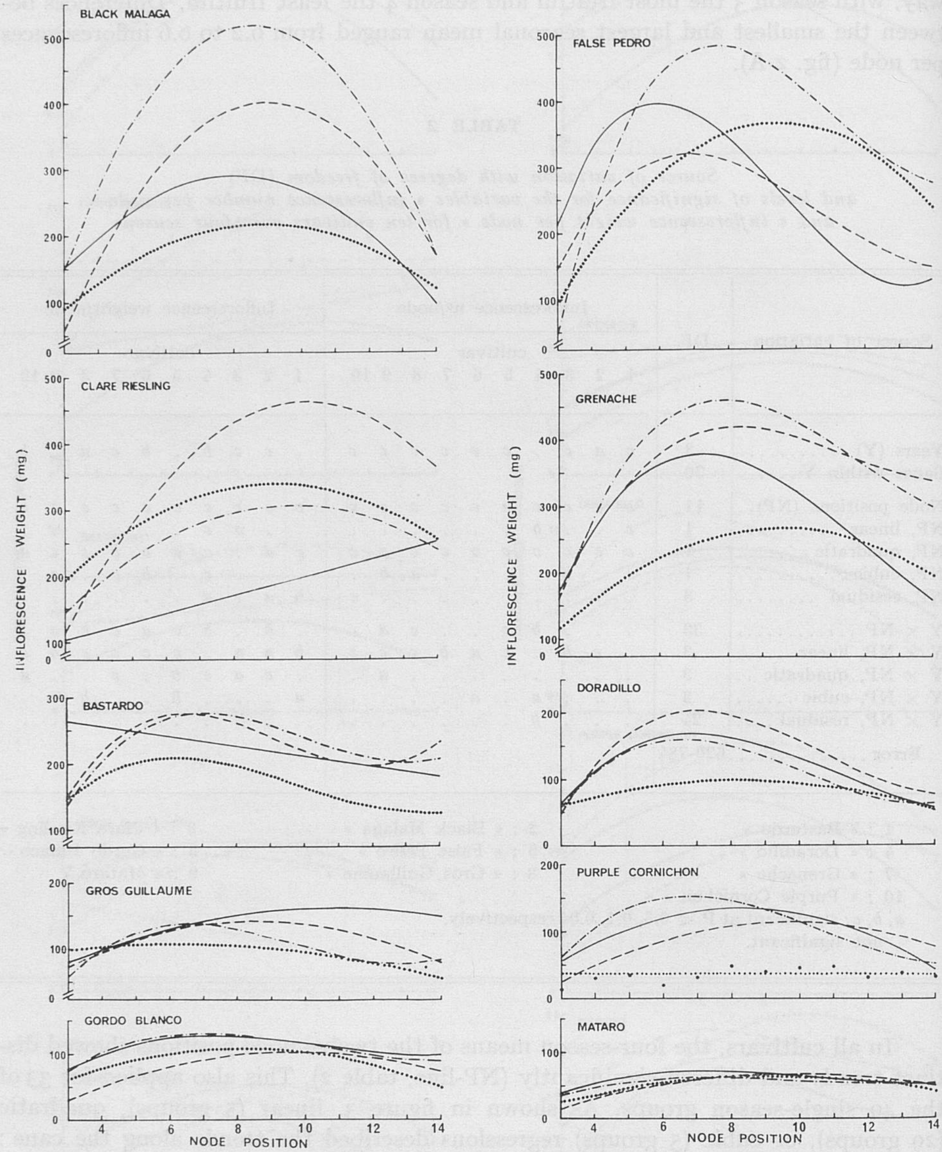


FIG. 4. — *Regression curves for inflorescence weight on node-positions 3 to 14* (primary shoots only) *for ten cultivars in four seasons*

Where a significant regression could not be fitted, a horizontal line through the overall mean, together with the actual node-position means, is shown.

——— Season 1 -·-·-·- Season 3
- - - - - Season 2 ·········· Season 4

FIG. 4. — *Courbes de régression du poids des inflorescences aux nœuds 3 à 14* (rameaux primaires uniquement) *pour 10 cultivars pendant 4 années*

Lorsqu'une régression significative ne peut pas être ajustée, la moyenne globale qui suit une ligne horizontale, et les moyennes réelles par nœud sont indiquées.

shown in table 3. The three cultivars with low values for mean number of inflorescences per node (« Black Malaga », « Doradillo » and « Purple Cornichon ») had, on the main, a high CV.

TABLE 3

Coefficients of variation (CV) of number and weight of inflorescences per node for ten cultivars in four seasons

Cultivar	CV Inflorescence number per node				CV Inflorescence weight per node			
	Season				Season			
	1	2	3	4	1	2	3	4
« Bastardo »	23	15	19	27	47	48	42	42
« Black Malaga »	63	44	42	60	81	56	67	80
« Clare Riesling »	41	29	26	41	90	60	68	71
« Doradillo »	42	40	35	44	66	66	55	61
« False Pedro »	25	17	13	39	52	51	62	70
« Gordo Blanco »	24	20	26	31	41	35	38	45
« Grenache »	18	16	10	29	45	35	28	42
« Gros Guillaume » ..	24	22	18	33	54	51	46	54
« Mataro »	31	26	27	43	48	46	41	61
« Purple Cornichon ».	50	49	37	67	89	95	74	92

C. — *Inflorescence weight per node*

Inflorescence weight per node is described by the seasonal means (fig. 2 B), by the significance-levels of its components of variation (table 2), and by the trends along the cane (fig. 4). The overall four-season means of inflorescence weight per node differed between cultivars, with a six-fold increase from the smallest (« Mataro ») to the largest (« Grenache »).

Differences between seasons were significant in seven of the ten cultivars (fig. 2 B). Season 3 tended to produce the largest and season 4 the smallest inflorescences, the difference being more than two-fold in several cultivars. Significant quadratic terms could be fitted to all but two of the 40 groups shown in figure 4. In a number of cases, a third-order term improved the fit significantly, because of the behaviour of the most distal node-positions. There were, however, differences between cultivars and between seasons in the trends along the canes, both with respect to the position of the minima and maxima and with respect to curvature. In 35 of the 40 groups, at least 2/3 of the variation between node-positions was accounted for by the polynomial terms fitted to the means, as shown by the coefficients of determination. As for inflorescence number, there was also an inverse relationship between the mean inflorescence weight per node and the CV, but here it was less consistent (table 3).

D. — *Relationship between weight and number of inflorescences per node*

The value of inflorescence weight per node shown in section 3 represents the pooled weight of all inflorescences per primary shoot. Therefore a positive relationship between weight and number of inflorescences per node could have been expected. In fact, 38 of the 40 groups showed a significant, positive regression of inflorescence weight on inflorescence number, after the systematic effects of cane and node-position had been eliminated by analysis of covariance (P = 0.01 in 36 groups, P = 0.1 in two groups).

However, the variability in inflorescence number was responsible for only a small part of the variability in inflorescence weight, as shown by the coefficients of determination (r^2) in table 4. The ten cultivars could be separated into two groups :

TABLE 4

Coefficients of determination (p. 100, r^2) *for the analyses of covariance of inflorescence weight on inflorescence number*

Cultivar	Season			
	1	2	3	4
« Bastardo »	16	8	4	26
« Doradillo »	21	14	11	28
« False Pedro »	14	0	9	19
« Grenache »	10	4	0	22
« Gros Guillaume »	9	10	6	23
« Black Malaga »	50	28	20	43
« Clare Riesling »	30	24	17	44
« Gordo Blanco »	14	34	16	38
« Mataro »	31	11	24	43
« Purple Cornichon »	15	14	27	53

in the first five cultivars in table 4, mean inflorescence number per node accounted for less than a quarter of the variability in mean inflorescence weight per node. In the remaining five cultivars, the relationship between inflorescence weight and inflorescence number was closer, r^2 being between 25 and 50 p. 100.

There appeared to be no relationship between the seasonal means of the two measurements. In the two analyses of variance of the ten cultivar-means in each of the four seasons, inflorescence weight (y) and inflorescence number (x) per node differed significantly between seasons and between cultivars. But in the relevant analysis of covariance, the regression of y on x was not significant and its r^2 was only 2.9 p. 100.

E. — *Weight of proximal and distal inflorescences*

In season 1, and in a preliminary experiment in the preceding season (described in part by MAY and ANTCLIFF, 1973, result-section *item* 3), each inflorescence was weighed on its own instead of bulked with the other inflorescence(s) of the same

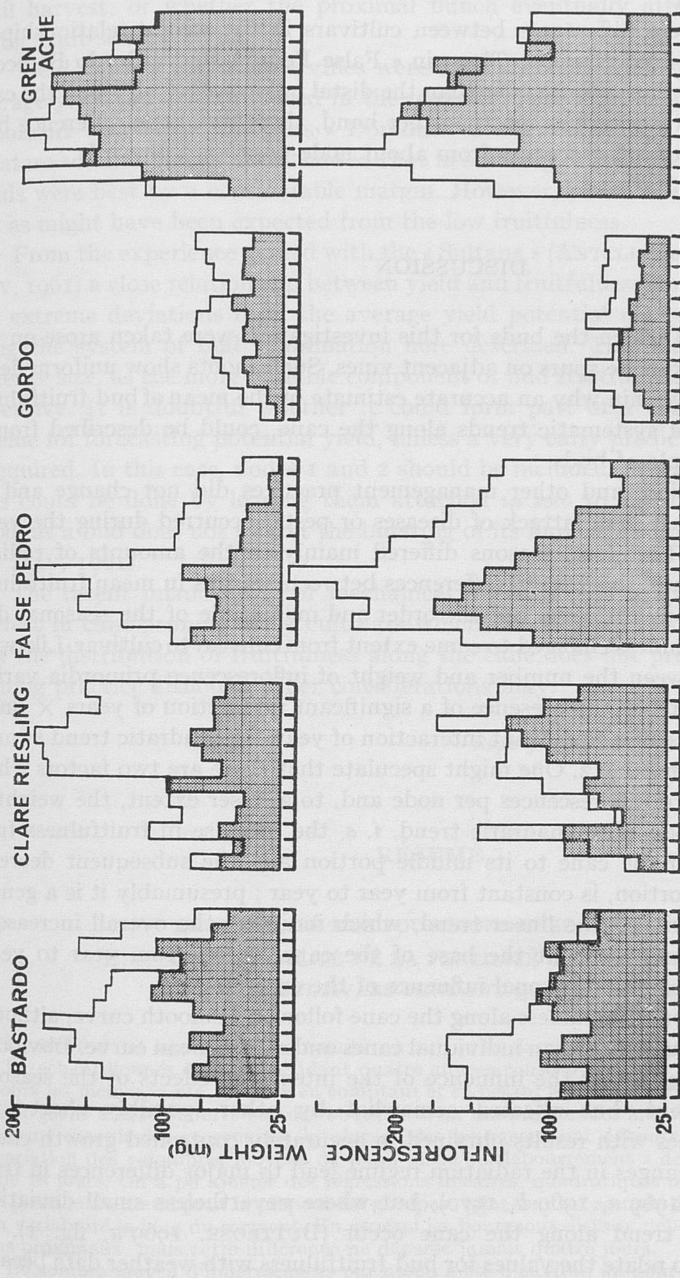


FIG. 5. — *Mean weight of proximal* (open) *and distal* (shaded) *inflorescences for node-positions 3 to 14 whose primary buds carry shoots with two or more inflorescences*

Top : *preliminary experiment* ; Bottom : *Season 1*

FIG. 5. — *Poids moyen des inflorescences proximales* (en blanc) *et distales* (en grisé) *pour les nœuds 3 à 14 dont les bourgeons primaires portent des rameaux portant deux inflorescences et plus*

En haut : *Expérience préliminaire* ; En bas : *Année 1*

node. This allowed the comparison of the weight of proximal and distal inflorescences from shoots carrying at least two inflorescences (fig. 5). Each node-position mean is based on values from 8 to 10 shoots in the preliminary experiment and from 12 to 20 shoots in season 1.

Clearly there were differences between cultivars in the weight-relationship of proximal and distal inflorescences. Thus, in « False Pedro » and « Gordo Blanco », the proximal inflorescence was heavier than the distal inflorescence all along the cane in both seasons. In « Grenache », on the other hand, there was little difference between the two types of inflorescences from about node-position 7 onwards.

DISCUSSION

The shoots from which the buds for this investigation were taken arose on the terminal nodes of two-node spurs on adjacent vines. Such shoots show uniform development. This may explain why an accurate estimate of the mean of bud fruitfulness and, in particular, of systematic trends along the cane, could be described from a relatively small sample of buds.

Pruning, irrigation, and other management practices did not change and no major calamities (frost, hail, attack of diseases or pests) occurred during the years of the experiment. Therefore, seasons differed mainly in the amounts of radiant energy. In all cultivars, this caused differences between seasons in mean fruitfulness and in the trends along the cane. But the order and magnitude of the seasonal differences in bud fruitfulness changed to some extent from cultivar to cultivar. Likewise, the relationship between the number and weight of inflorescence primordia varied. Of particular interest was the presence of a significant interaction of years × linear trend and the absence of a significant interaction of years × quadratic trend in most cultivars, as shown in table 2. One might speculate that there are two factors which control the number of inflorescences per node and, to a lesser extent, the weight of inflorescences per node. The quadratic trend, *i. e.* the increase in fruitfulness from the proximal part of the cane to its middle portion and the subsequent decrease towards the distal portion, is constant from year to year ; presumably it is a genetically fixed characteristic. The linear trend, which indicates the overall increase in fruitfulness from a minimum at the base of the cane, varies from year to year ; presumably it expresses the seasonal influence of the environment.

In any one season, fruitfulness along the cane followed a smooth curve, although minor deviations occurred both on individual canes and on the mean curve. Obviously this overall trend was under the influence of the integrated effects of the seasonal radiation environment, but affected somewhat by other, possibly short-term, influences. This agrees with results obtained in accurately controlled growth chambers where major changes in the radiation regime lead to major differences in fruitfulness (Buttrose, 1969 *a*, 1969 *b*, 1970), but where nevertheless small deviations from the expected trend along the cane occur (Buttrose, 1969 *a*, fig. 1). No attempt was made to relate the values for bud fruitfulness with weather data because accurate information on the timing of inflorescence initiation and development was not available for these cultivars.

It is generally assumed that on shoots with more than one inflorescence the proximal one is the biggest. This is obviously not true for at least some of the node-positions in some cultivars. It is not clear whether this size-relationship persists until harvest, or whether the proximal bunch eventually attains greater size by better fruit-set.

Yield data of the sample vines were not collected. Cursory comparison of the average yield per acre produced in the irrigated vineyards of Australia by the four important wine-grape cultivars « Doradillo », « Gordo Blanco », « Grenache » and « Mataro » in the four seasons showed that in season 3, when fruitfulness was highest, yields were best by a considerable margin. However, yields in season 4 were not as low as might have been expected from the low fruitfulness.

From the experience gained with the « Sultana » (ANTCLIFF and WEBSTER, 1955 ; MAY, 1961) a close relationship between yield and fruitfulness would not be expected, but extreme deviations from the average yield potential may well be revealed by using the system of bud examination here described. The need to estimate inflorescence size, as the more variable component of bud fruitfulness, makes the method expensive. It is doubtful whether it could form part of a continuing, large scale scheme for forecasting potential yield, unless a very early prediction of low accuracy is required. In this case, nodes 1 and 2 should be included for spur-pruned cultivars. This could be done by leaving them attached *in toto* to a stump of two-year-old wood, as a bud does not inhibit the bursting of its immediate predecessor (ANTCLIFF and MAY, 1961).

The recent introduction of mechanical harvesting of grapes has aroused new interest in cane-pruning some cultivars which are hitherto spur-pruned. It is clear that the distribution of fruitfulness along the cane does not prevent this change in pruning practice although other considerations may.

Reçu pour publication en février 1973.

RÉSUMÉ

LA FERTILITÉ DES BOURGEONS CHEZ LA VIGNE
II. — LA VARIABILITÉ DE LA FERTILITÉ DES BOURGEONS CHEZ DIX CULTIVARS PENDANT QUATRE ANNÉES

La fertilité des bourgeons des nœuds 3 à 14 sur les sarments de dix cultivars de *Vitis vinifera* L., échantillonnés en hiver pendant quatre années consécutives, sur trois ou quatre souches toujours les mêmes, a été mesurée en comptant et en pesant les inflorescences sept jours après que les bourgeons aient débourré sur des boutures à un œil maintenues à 20°C.

Dans chacun des 40 groupes, la plupart des bourgeons ont débourré. L'étendue maximale de variation des « nombres moyens de jours jusqu'au débourrement » des différents cultivars a été de 20 jours. On a pu ajuster des régressions linéaires, quadratiques ou cubiques en fonction de la position du nœud pour la plupart des groupes : elles rendent compte de 50 à plus de 70 p. 100 de la variabilité le long du sarment. En général les bourgeons distaux débourrent avant les bourgeons proximaux, mais cette différence ne dépasse jamais quatre jours.

Le nombre moyen d'inflorescences par nœud a été d'environ un pour trois cultivars (« Black Malaga », « Doradillo », « Purple Cornichon ») et de 1,6 à 2,11 pour les sept autres (« Bastardo », « Clare Riesling », « False Pedro », « Gordon Bianco », « Grenache », « Gros Guillaume » et « Mataro »). On a observé des différences significatives entre années chez neuf cultivars. Dans 38 groupes, des

régressions significatives rendent compte de 50 à plus de 80 p. 100 de la variation le long du sarment. Dans la plupart des cas, le meilleur ajustement est obtenu avec une régression quadratique, mais pour quelques groupes, il l'est avec une régression linéaire ou cubique. On observe des interactions significatives entre les années et la composante linéaire chez la plupart des cultivars, les interactions entre années et composante quadratique étant rarement significatives. Cela suggère que la tendance courbe le long du sarment, qui est analogue d'une année à l'autre, est génétiquement déterminée ; alors que la tendance linéaire, c'est-à-dire l'augmentation entre les bourgeons de la base et ceux de l'extrémité du sarment, est influencée par les conditions de l'année.

L'allure de la variation du poids des inflorescences par nœud est analogue à celle de leur nombre, mais les différences entre cultivars sont bien plus grandes et la variabilité entre années et le long des sarments est également plus importante. L'étendue de variation entre les cultivars extrêmes est de 600 p. 100.

Le nombre et le poids des inflorescences par nœud sont en corrélation positive dans 38 groupes, mais le nombre d'inflorescences ne rend compte que de moins de 50 p. 100 de la variabilité d'ensemble du poids des inflorescences et moins encore chez certains cultivars. Il n'y a pas de relation significative entre les moyennes annuelles du nombre d'inflorescences et de leur poids.

Chez les bourgeons a deux inflorescences, le poids moyen de l'inflorescence proximale est généralement plus élevé que celui de l'inflorescence distale. Mais chez certains cultivars, ce classement relatif varie le long du sarment.

On conclut que cette méthode pour examiner la fertilité des bourgeons peut être utilisée pour la détection à l'avance d'années à potentiel de production anormalement haut ou bas. Mais elle demande beaucoup de travail et ne donne pas une prédiction précise du rendement potentiel. Pour les variétés étudiées, et probablement pour toutes les variétés, la distribution de la fertilité des bourgeons le long du sarment devrait permettre la taille longue si besoin était, par exemple pour la récolte mécanique.

REFERENCES

ALLEWELDT G., 1959. Untersuchungen über die Gescheinszahl der Reben. *Wein-Wiss.*, **14**, 61-69.

ANTCLIFF A. J., WEBSTER W. J., 1955. Studies on the Sultana vine. I. Fruit bud distribution and bud burst with reference to forecasting crop. *Aust. J. Agric. Res.*, **6**, 565-588.

ANTCLIFF A. J., MAY P., 1961. Dormancy and bud burst in Sultana vines. *Vitis*, **3**, 1-14.

BESSIS R., 1965. *Recherches sur la fertilité et les corrélations de croissance entre bourgeons chez la Vigne* (Vitis vinifera *L.*). Thèse, Dijon, Imprimerie Bernigaud et Privet, 236 p.

BLAGONRAVOV P. P., 1961. « Methods for investigations of fruitfulness of grape buds during winter dormancy. » (In Russian.) *Vinod. Vinogr. S. S. S. R.*, **1**, 29-33.

BUTTROSE M. S., 1969. Fruitfulness in grapevines : effects of light intensity and temperature. *Bot. Gaz.*, **130**, 166-173.

BUTTROSE M. S., 1969. Fruitfulness in grapevines : effects of changes in temperature and light regimes. *Bot. Gaz.*, **130**, 173-179.

BUTTROSE M. S., 1970. Fruitfulness in grapevines : the response of different cultivars to light, temperature and daylength. *Vitis*, **9**, 121-125.

HUGLIN P., 1958. Recherches sur les bourgeons de la vigne : Initiation florale and développement végétatif. *Ann. Amélior. Plantes*, **8**, 113-272.

MANZO P., VIOUGOV A., 1970. Indagine sulla fertilità delle uve da tavola. *Annali dell'Istituto Sperimentale per la Frutticoltura*, **1** (1), 95-113.

MAY P., 1961. The value of an estimate of fruiting potential in the Sultana. *Vitis*, **3**, 15-26.

MAY P., ANTCLIFF A. J., 1973. The fruitfulness of grape buds. I. Measuring bud fruitfulness on forced singlenode cuttings. *Ann-. Amélior. Plantes*, **23**, 1.

PASTENA B., 1966. Fertilità delle gemme e lunghezze della potatura nelle vite. *Atti. Accad. Ital. Vite Vine, Siena*, **18**, 155-207.

VLACHOS M., 1966. *Research on the time of differentiation and fertility of thelatent buds of a number of varieties of* Vitis vinifera *L.* (In Greek). Thessalonika 98 p.

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (1), 27-44.

LES EXIGENCES EN FROID DES BOURGEONS DU CASSIS (*RIBES NIGRUM* L.) ET DE QUELQUES GROSEILLIERS (*RIBES* SP.)

B. LANTIN

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches, I. N. R. A.,
Beaucouzé, 49000 Angers

RÉSUMÉ

Une étude des exigences en froid du Cassis et de quelques Groseilliers effectuée à la Station d'Arboriculture fruitière d'Angers a montré l'importance de ce problème sous nos conditions locales caractérisées par des hivers à température relativement douce. Pour ces espèces, situées à la limite de leur aire de culture traditionnelle, un déficit en froid occasionne des accidents de végétation graves pouvant provoquer une réduction sensible de la production. Les symptômes les plus évidents apparaissent au printemps : à des degrés divers, on observe une réduction du taux de débourrement ; certains bourgeons évoluent alors que d'autres restent dormants. Un grand nombre de fleurs avortent à un stade très précoce. La croissance des pousses est inhibée et la végétation sur l'ensemble du buisson est très hétérogène. Tous ces phénomènes ont pu être reproduits en conditions expérimentales contrôlées.

Des observations de débourrement sur des rameaux et des plants ayant subi des quantités de froid déterminées ont permis un premier classement des variétés, vis-à-vis de leurs besoins en froid. Il est remarquablement peu différent de celui des essais variétaux destinés à juger la productivité.

Dans un programme de sélection pour des régions à hiver doux, il est indispensable de tenir compte du niveau des exigences en froid des nouvelles variétés proposées mais aussi de définir rapidement leur coefficient de réaction thermique (Q_{10}) pour ne retenir en priorité que celles à faible coefficient. Ces dernières manifesteront en effet une plus grande inertie aux températures élevées ; elles auront donc une évolution plus lente et un débourrement plus tardif leur permettant d'échapper plus sûrement au risque de gelées printanières.

INTRODUCTION

La nécessité de températures basses pour assurer la levée de dormance des graines ou des bourgeons est un phénomène courant sur les plantes pérennes des régions tempérées. Une meilleure connaissance des besoins au niveau des espèces

et l'amélioration constante des techniques ont conduit à la mise au point de méthodes pratiques importantes telles que la stratification contrôlée des semences et le prétraitement avant forçage de certaines espèces florales. Appliquée au Pommier (BIDABE B., 1963) la loi d'action exponentielle des températures a montré sa supériorité sur toute autre mesure des quantités de froid ou de chaleur. Elle permet en particulier de suivre l'évolution des bourgeons en fonction des températures subies dans des conditions écologiques très variées. La détermination statistique des coefficients de réaction thermique (Q_{10}) propres aux variétés ainsi que les sommes « d'action froid » ou « chaleur » nécessaires, doivent aboutir à une meilleure connaissance des possibilités d'adaptation du végétal aux milieux.

Cette caractéristique est particulièrement importante pour les espèces cultivées à la limite de leur aire géographique traditionnelle. Tel semble être le cas du Cassis et de quelques cultivars de Groseilliers à grappes dans les régions françaises les plus méridionales ou même occidentales. En effet, sous le climat d'Angers nous avons pu constater certaines anomalies de débourrement et des irrégularités de production dans ces cultures, imputables à un déficit en froid hivernal. Des symptômes analogues sont apparus en conditions expérimentales contrôlées confirmant l'hypothèse précédente. Par ailleurs, nous avons cherché à préciser les différences pouvant exister entre variétés sous l'angle des besoins en froid et à définir les limites de cette exigence.

Le cycle végétatif du Cassis manifeste une période active relativement courte de mai à août. L'arrêt de croissance des pousses correspond à la période d'induction florale qui semble liée à une diminution de la longueur du jour (NASR, 1961) (JANSONE, 1964). Dès cette époque, les bourgeons ont une dormance indépendante de l'inhibition apicale et facilement levée par des traitements à la gibbérelline (MODLIBOWSKA, 1960). Toutefois, la différenciation des ébauches florales se poursuit acti-

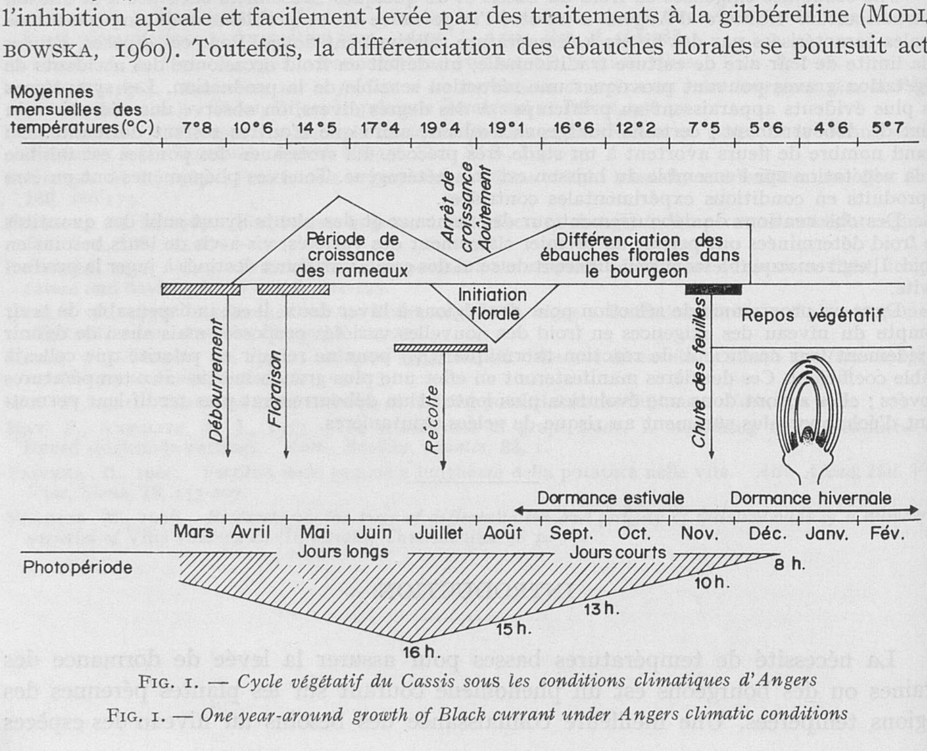


FIG. 1. — *Cycle végétatif du Cassis sous les conditions climatiques d'Angers*

FIG. 1. — *One year-around growth of Black currant under Angers climatic conditions*

vement jusqu'à la chute des feuilles courant novembre, et se traduit par un grossissement important du bourgeon. Cette dormance estivale au cours de laquelle s'établissent les structures florales, est suivie d'une dormance hivernale durant laquelle aucune évolution morphologique n'est perceptible jusqu'au débourrement. A ce stade, 95 p. 100 environ des bourgeons ont subi l'induction florale et renferment à la fois des ébauches florales déjà bien différenciées et des axillaires végétatifs (fig. 1). En conditions naturelles seul le froid est efficace pour lever cette dormance (THOMAS et WILKINSON, 1963 ; STOITSHOKOV et TOPTSCHIYSKI, 1965).

A. — OBSERVATIONS AU CHAMP

Matériel et méthodes

Une collection rassemblant 60 variétés de Cassis, 30 variétés de Groseillier à grappes et quelques autres espèces de *Ribes* a permis de suivre et de comparer le comportement de plants placés dans les conditions de milieu de la Station d'Arboriculture fruitière d'Angers.

Par ailleurs, une plantation effectuée en 1965 avec des souches sélectionnées pour leur rendement a donné des informations sur les possibilités de production dans des conditions optimales de culture. Chaque variété est représentée par 10 ou 20 buissons dont les rendements individuels sont notés chaque année.

Les observations phénologiques sont effectuées régulièrement en utilisant les stades repères définis par L. DECOURTYE, B. LANTIN et P. VILCOT (1968) (fig. 2).

Les données météorologiques sont fournies par le poste installé sur la Station. De plus, depuis trois années consécutives un thermographe placé à une hauteur de 40 cm, au centre de la parcelle nous renseigne de façon plus précise sur le microclimat qui règne au niveau des buissons.

Résultats

Les observations des dates de débourrement (stade C_1) et de floraison (stade F_1) font apparaître une variation importante en fonction des conditions climatiques de l'année : suivant les variétés les différences observées sont de une à quatre semaines. De même l'écart de débourrement entre les variétés les plus précoces et les plus tardives peut varier de 16 à 32 jours. Des données similaires fournies par la Station polonaise de Skierniewice permettant de comparer les observations phénologiques effectuées sur quelques variétés communes dans des conditions climatiques très différentes : les températures moyennes des mois de janvier, février et mars sont de

$$-3{,}1^{\circ}C,\ -3{,}4^{\circ}C \text{ et } +2{,}1^{\circ}C$$

à Skierniewice alors que nous avons respectivement

$$+4{,}6^{\circ}C,\ +5{,}7^{\circ}C \text{ et } +7{,}8^{\circ}C$$

à Angers. L'examen du tableau 1 montre qu'en Pologne le Cassis débourre légèrement plus tôt que chez nous alors que la floraison est très retardée. L'explication du phénomène ne peut se faire qu'en admettant l'hypothèse d'une double action des températures antérieurement démontrée par BIDABE (1965) sur Pommier.

Dans une première phase, le froid est indispensable pour lever la dormance du bourgeon et par la suite une certaine quantité de chaleur est nécessaire pour assurer son évolution ultérieure. Du fait de températures inférieures, à Skierniewice, la satisfaction des besoins en froid intervient beaucoup plus rapidement qu'à Angers ; mais ensuite il faut un laps de temps plus long pour cumuler une somme d'« actions chaleur » suffisante pour conduire au débourrement et à la floraison.

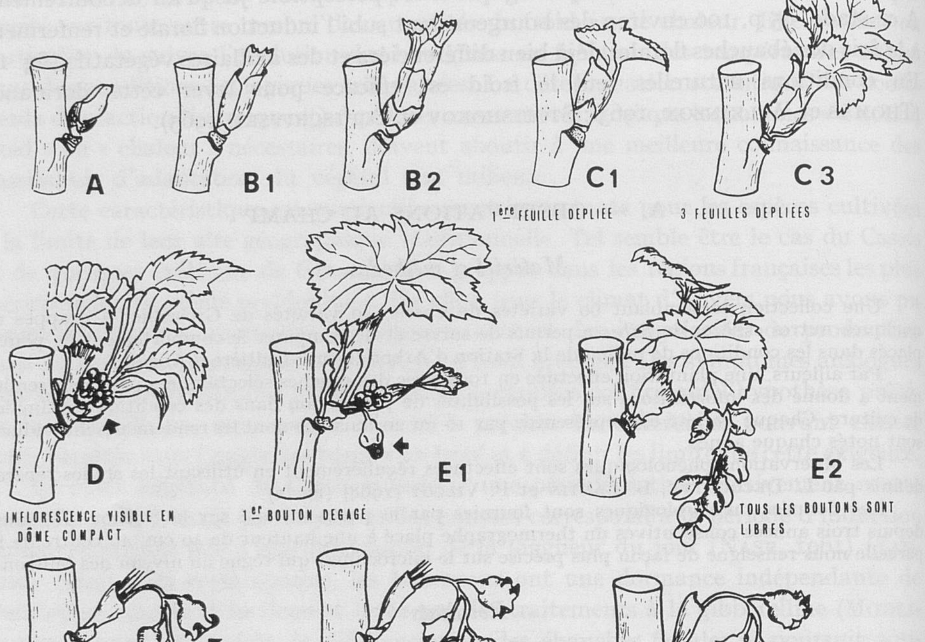


FIG. 2. — *Stades-repères du Cassissier*

FIG. 2. — *Reference-marks of growth-stages of Black currant*

TABLEAU I

Comparaison des dates moyennes de débourrement et de floraison de variétés de Cassis à Angers et à Skierniewice (Pologne)

Comparison of bud-bursting and flowering mean dates for some varieties of Black currant in Angers (France) *and in Skierniewice* (Poland)

Variétés	Date de débourrement (C_1)		Date de floraison (F_1)		Nombre de jours entre les deux stades	
	Skierniewice	Angers	Skierniewice	Angers	Skierniewice	Angers
« Cotswold Cross »	8-3	13-3	1-5	17-4	53	34
« Wellington XXX » ...	11-3	14-3	3-5	16-4	53	32
« Davison's Eight »	12-3	12-3	2-5	16-4	51	34
« Baldwin »	13-3	12-3	3-5	15-4	51	33
« Mendip Cross »	12-3	16-3	6-5	20-4	55	34
« Raven »	13-3	16-3	5-5	18-4	53	32
« Blacksmith ».........	14-3	24-3	5-5	23-4	52	29
« Boskoop Giant »	17-3	21-3	6-5	21-4	50	30
« Seabrook's Black » ...	20-3	25-3	7-5	24-4	48	29
Moyenne générale	13-3	17-3	4-5	19-4	52	32

Les observations phénologiques répétées comparées à l'évolution des courbes d'« actions froid » cumulées depuis le 1er octobre ont permis une première approximation des besoins en froid du Cassis (1). On estime que pour obtenir une végétation satisfaisante les différentes variétés doivent avoir subi une quantité de froid minimale de 150 à 190 unités à $Q_{10} = 3{,}0$. Comme élément de comparaison la variété de pomme « Golden delicious » ne requiert que 90 unités. Ces valeurs sont relativement importantes pour nos régions tempérées où certaines années elles ne sont obtenues que très tard comme le montre le tableau 2.

TABLEAU 2

Sommes d'actions froid cumulées ($Q_{10} = 3{,}0$) *durant 5 années à Angers*

Cumulative chilling units sums ($Q_{10} = 3{,}0$) *during 5 years in Angers*

Hivers précédents la récolte	1967	1968	1969	1970	1971
Du 1-10 au 1-2	126	138	133	155	164
Du 1-10 au 1-3	161	179	183	190	203
Du 1-10 au 1-4	191	212	219	225	254

(1) L' « Action froid » journalière est fournie par la somme de l' « action froid » correspondant à la température minimum (t_m) et de l' « action froid » correspondant à la température maximum (t_M) selon la formule :

$$\text{AF jour} = Q_{10}^{-\frac{t_m}{10}} + Q_{10}^{-\frac{t_M}{10}} \qquad \text{(Bidabe, 1965)}$$

Le problème serait relativement simple si un déficit en froid conduisait seulement à un départ plus tardif de la végétation. En fait, les besoins en froid diffèrent d'un bourgeon à un autre de sorte que des alternances de froid et de chaleur ou un temps relativement doux favorisent le débourrement d'un certain nombre de bourgeons dont la dormance est levée alors que les autres restent au repos. Il s'ensuit une hétérogénéité parfois très importante dans la végétation accentuée encore par les compétitions trophiques et les facteurs d'inhibition qui se manifestent alors au profit des bourgeons les plus évolués (fig. 3).



FIG. 3. — *Hétérogénéité de floraison sur groseillier*
(variété « Riets Glory »)
(Cette hétérogénéité se manifeste par la présence sur un même rameau de fruits noués depuis plusieurs semaines et de fleurs parfois à peine ouvertes)

FIG. 3. — *Heterogeneous flowering in Red currant*
(« Riets Glory » variety)
(Fruits set since several weeks and flowers not yet opened are present together on the same shoot)

Ces phénomènes sont d'autant plus prononcés pour une variété que ses besoins en froid sont plus importants et sa réaction thermique plus forte. Dans les cas les plus graves, seule une faible proportion de bourgeons évolue, ce qui occasionne, sur la touffe, des dégarnissements préjudiciables et oblige à de fréquents renouvellement de charpentières. Le tableau 3 fait état d'une liste de variétés de Cassis et de Groseilliers à grappes montrant à la suite d'hivers doux une grande hétérogénéité

de débourrement ainsi qu'une floraison réduite et très échelonnée. Les variétés de Cassis les plus sensibles à cet accident sont « Baldwin », « Davison's Eight », « French », les variétés canadiennes « Consort », « Coronet », « Crusader » et quelques autres d'origine russe. Pour le Groseillier, les variétés mentionnées sont toutes issues de *Ribes rubrum* L. ou de *Ribes petraeum* WULF, alors que les types provenant de *R. vulgare* L., *R. vulgare macrocarpum* JANCS et *R. multiflorum* KITT présentent un débourrement normal de même que les espèces *R. sanguineum* PURCH et *R. alpinum* L.

TABLEAU 3

Variétés de Cassis et Groseilliers à grappes présentant une grande hétérogénéité de débourrement à la suite d'hivers doux

Black currant and Red currant varieties showing an high heterogeneity in bursting after a mild winter

Cassis	* « Baldwin »	* « Mitchourin sél. 86 »
	« Brodtorp »	« Mitchourin sél. 164 »
	« Chernaja Lisavenko »	« Ontario Climax »
	* « Consort »	* « Pamjat Michurina »
	* « Coronet »	« Ruhm von Sablon »
	* « Crusader »	« Seabrook's Black »
	* « Davison's Eight »	« Victoria »
	* « French »	« Wellington X »
	« Laxton's Giant »	« Westwick Triumph »
	« Lissawaja »	
Groseillier	* « Cascade »	« Laxton's Perfection »
	« Couleur Chair »	« London Market »
	* « Erstling aus Vierlanden »	* « Prince Albert »
	« Gloire des Sablons »	« Queen Ocean »
	* « Gondouin Rouge »	* « Riets Glory »
	* « Hollande Rouge »	« Rondom »
	« Jonkheer Van Tets »	« Rose de Champagne »

* Variétés les plus sensibles.

L'influence des conditions hivernales se manifeste aussi de façon sensible sur la productivité d'un certain nombre de variétés pour autant qu'elles bénéficient par ailleurs de tous les éléments favorables à l'expression d'un rendement optimal. L'absence de soins culturaux ou de traitements, les erreurs de taille ou un défaut de pollinisation peuvent induire d'autres types de coulure et masquer les effets du climat. Au cours des cinq dernières années (1967 à 1971) les quantités de froid hivernal furent suffisamment différentes (tabl. 2) pour faire apparaître quelques variations de rendement. Utilisant les données fournies par la plantation de 1965, nous avons groupé d'une part les productions des deux années (1970 et 1971) caractérisées par des hivers relativement froids, d'autre part celles des trois années à hivers doux (1967-1968-1969) (tabl. 4). Les performances variétales sont comparées au témoin « Costswold Cross », de valeur 100, choisi pour son bon comportement vis-à-vis des conditions climatiques locales. L'augmentation sensible du coefficient de variation qui passe de 18,5 à 38,5 p. 100 et la diminution importante de rendement notée chez un certain nombre de variétés après un hiver doux confirment l'intérêt pour nos régions d'une sélection axée en priorité sur l'adaptation au faible froid hivernal.

Dans les contrées plus nordiques ou continentales on ne peut observer de telles différences imputables au froid hivernal. Par contre, un autre facteur pratiquement négligeable chez nous vient fréquemment perturber les espérances de récolte : il s'agit du risque des gelées tardives auxquelles un grand nombre de variétés à floraison précoce sont sensibles.

TABLEAU 4

Production de variétés de Cassis en fonction des conditions hivernales

Yields of Black currant varieties according to winter conditions

Variétés	Production cumulée		Différences en p. 100 entre les deux séries d'années
	1970-71 (hivers froids)	1967-68-69 (hivers doux)	
« Cotswold Cross »	100	100	—
« Malvern Cross »	68	80	— 12
« Baldwin »	78	74	+ 4
« Westwick Triumph »	55	46	+ 9
« Wellington XXX »	97	83	+ 14
« Merveille de la Gironde »	64	50	+ 14
« Seabrook's Black »	75	48	+ 27
« Blacksmith »	95	68	+ 27
« Goliath »	71	40	+ 31
« French »	71	39	+ 32
« Consort »	63	29	+ 34
Coeff. de variation des rendements	18,5 %	38,5 %	

B. — ÉTUDE DES BESOINS EN FROID EN CONDITIONS EXPÉRIMENTALES

Matériel et méthodes

Trois types de matériel ont été expérimentés.

1. Des rameaux d'un an sont prélevés sur des buissons ayant subi le froid extérieur, à des dates correspondant à des sommes de froid déterminées (120, 130, 140 etc. unités froid), calculées à partir des enregistrements de températures effectués dans la parcelle. Ces rameaux conservés entiers sont placés en vase à des températures élevées. Au cours de l'hiver 1970-71, ces essais ont été réalisés en chambres climatisées à 14 et 20°C avec une hygrométrie de 80 à 90 p. 100 et à l'obscurité.

2. Des rameaux de variétés présentant au dehors des dates de débourrement diverses sont coupés début novembre et placés en sacs de polyéthylène à une température constante de + 2°C. Après des séjours au froid de 2 à 14 semaines ces rameaux sont tronçonnés en boutures à un œil (50 par lot environ) plantées dans un substrat de tourbe humide à une température voisine de 20°C.

3. Des boutures des variétés « Amos Black », « Cotswold Cross », « Noir de Bourgogne », « Silvergieter » et « Wellington XXX » ont été cultivées en pot. Les plants demeurés en serre jusqu'à fin septembre furent sortis à l'extérieur durant le mois d'octobre de façon à favoriser l'aoûtement et la chute des feuilles puis rentrés début novembre en chambre froide à une température voisine

de + 2°C. Après des séjours au froid allant de 6 à 14 semaines en 1968 et de 6 à 18 semaines en 1969, ils furent à nouveau placés en serre à une température d'environ 20°C.

Pour tous ces matériels, l'évolution phénologique des bourgeons fut suivie jusqu'à la fin de la floraison. Les méthodes d'observation utilisées sont identiques à celles décrites par POUGET (1963) sur la Vigne. Les notations de débourrement sont effectuées tous les deux jours durant 3 semaines à partir de la mise en place. Les résultats font état du pourcentage final de débourrement, de l'époque à laquelle 50 p. 100 des bourgeons d'un lot ont débourré (DD_{50}) et sur les rameaux entiers de l'importance de la floraison. Sur les plantes en pot la longueur des pousses développées fut mesurée fin mai après l'arrêt de végétation.

Les actions froid sont calculées à $Q_{10} = 3,0$.

Les courbes représentatives du débourrement en fonction du temps de séjour au froid, sont des sigmoïdes tout à fait comparables à celles obtenues dans le cas de la germination de pépins. Elles ont donc une équation générale qui sous forme logarithmique est une fonction linéaire du temps du type $\log \frac{y}{a - y} = k_t + \text{Cte}$ (DECOURTYE et BRIAN, 1967). Dans le cas présent, les valeurs maximales du taux de débourrement, obtenues après divers séjours au froid et désignées par y ont subi la transformation $\log \left(\frac{y}{a - y} \cdot 100\right) = Z$.

a représente l'ordonnée de l'asymptote supérieure de la sigmoïde soit $n + 1$ si n est le nombre maximal de bourgeons débourrés dans les conditions de l'expérience.

Cette transformation permet ensuite le calcul des régressions linéaires et la comparaison, par les tests statistiques habituels, des droites de régression correspondant à chaque variété.

Résultats

1. *Rameaux ayant subi le froid sur le buisson en conditions naturelles.*

Les rameaux, prélevés sur les buissons, après avoir été exposés au froid pendant un certain temps en conditions naturelles, permettent de contrôler l'époque à laquelle la plante est en mesure de débourrer normalement. A partir des relevés journaliers de température nous connaissons la quantité de froid subie par le rameau et nous pouvons, au vue de sa réaction à température élevée, déterminer de façon approximative les exigences en froid de la variété. Une inconnue demeure toutefois, à savoir la valeur du coefficient de réaction thermique (Q_{10}) propre à chaque variété. A défaut nous admettons une valeur du Q_{10} de 3,0.

L'étude menée sur des rameaux ayant subi préalablement 200 unités de froid et placés à deux températures différentes (14°C et 20°C) a montré de façon très significative une action défavorable des températures élevées sur l'évolution des ébauches florales (tabl. 5). Peu de différences apparaissent sur le taux de débourrement entre les deux milieux ; par contre, à la température constante de 20°C, sur un certain nombre de variétés dont « Noir de Bourgogne » et « Géant de Boskoop », la totalité des ébauches florales a avorté même après satisfaction complète des besoins en froid alors que 95 p. 100 des bourgeons sont mixtes. Dans tous les cas, à l'exception des derniers lots de « Malvern Cross » et « Mendip Cross ». on a pu noter une diminution sensible du nombre de bourgeons à fleurs et une réduction importante du nombre de fleurs par bourgeon.

L'observation du débourrement sur les rameaux prélevés à des dates successives a mis en évidence des différences variétales importantes. La variété « Golubka » d'origine russe débourre de façon satisfaisante après 125 unités « froid ». « Cotswold Cross » demande environ 150 unités et « Noir de Bourgogne » 160 alors que « Silvergieter » et « Rosenthal à longue grappe » débourrent difficilement avant 190 unités. Pour « Amos Black » il a fallu attendre 225 unités pour obtenir un débourrement

TABLEAU 5

Débourrement et floraison de rameaux de Cassis prélevés après 200 unités froid et placés en chambre climatisée à deux températures différentes (14 et 20°C)

Bud-bursting and flowering of shoots of Black currant cut off after 200 chilling units received in open field and then placed in controlled environmental rooms (14 and 20°C)

Variétés	Températures (°C)	P. 100 de bourgeons débourrés	P. 100 de bourgeons à fleurs	Nbre moyen de fleurs par bourgeons
« Amos Black »	14	29	18	9,0
	20	9	5	3,0
Black Reward »	14	65	49	12,4
	20	96	3	1,0
« Consort »	14	60	60	8,4
	20	64	18	8,5
« Davison's Eight »	14	97	83	9,0
	20	92	28	6,4
« Géant de Boskoop »	14	62	30	7,8
	20	61	0	0
« Goliath »	14	89	68	8,4
	20	84	37	5,9
« Malvern Cross »	14	100	100	12,8
	20	100	90	11,1
« Mendip Cross »	14	91	58	9,0
	20	96	58	10,7
« Noir de Bourgogne »	14	72	59	9,5
	20	77	0	0
« Wellington XXX »	14	97	96	11,6
	20	96	33	6,1

de l'ordre de 40 p. 100 et 245 unités pour 70 p. 100. Une classification des différentes variétés est proposée dans le tableau 6. Les sommes d'action froid indiquées représentent le minimum requis pour obtenir dans les conditions de l'expérience un taux de débourrement de l'ordre de 50 p. 100 des bourgeons.

2. *Rameaux ayant subi le froid, après prélèvement, en conditions artificielles.*

Sur l'ensemble des variétés étudiées on observe une action progressive du froid qui se manifeste par une augmentation constante du pourcentage de débourrement pour atteindre finalement 90 à 100 p. 100 des bourgeons mis en place. Le nombre de jours nécessaires pour obtenir les premiers débourrements diminue rapidement en fonction du temps de séjour au froid, de même que la DD 50 qui passe de 21 jours, maximum observé, à 5 jours en fin d'expérience. Parallèlement, on assiste à une réduction importante du temps nécessaire au débourrement de l'ensemble de la population de bourgeons. Au terme de l'essai, après un séjour de 14 semaines à + 2°C le débourrement se produit de façon homogène, 5 jours après la mise en place.

TABLEAU 6

Classification des variétés en fonction de leurs besoins en froid,
sommes d'action froid (Q_{10} = 3,0) nécessaires pour obtenir un débourrement de 50 p. 100

Classification of Black currant varieties according to their cold requirements.
Chilling units sums (Q_{10} = 3,0) required to attain 50 p. 100 bud burst

≤ 150	160		170	180	190		200	> 230
« Golubka »	« Brödtorp »			« Akkerman's Bes »	« Silvergieter »			
« Tsema »	« Noir de Bourgogne »			« Black Smith »	« Raven »			
« Cotswold cross »	« Tinker »			« Champion »	« Consort »			
« Black Reward »	« Tor Cross »			« Chernaja Lisavenko »				
« Tenah 4 »				« Géant de Boskoop »				
« Laxton's Tinker »		« Baldwin »		« Goliath »		« Rosenthal à longue grappe »		
		« Davison's Eight »		« Lee's Prolific »		« Laxton's Giant »		
		« Lafouge »		« Merveille de la Gironde »		« Roodknop »		
		« Malvern Cross »		« Royal de Naples »				
		« Mendip Cross »		« Victoria »				
		« Ogden's Black »		« Wellington XXX »				
		« Wellington Précoce »		« Westwick Choice »				« Amos Black »
				« White Bud »				

Des différences variétales sensibles sont apparues dans les besoins en froid propres au débourrement. Un séjour à + 2°C de 6 à 8 semaines suffit à « Cotswold Cross » alors qu'il faut un minimum de 12 à 14 semaines pour « Consort » (fig. 4). Sur 11 variétés le calcul des droites de régression du taux de débourrement transformé, en fonction du temps de séjour au froid, aboutit à une classification en 4 groupes.

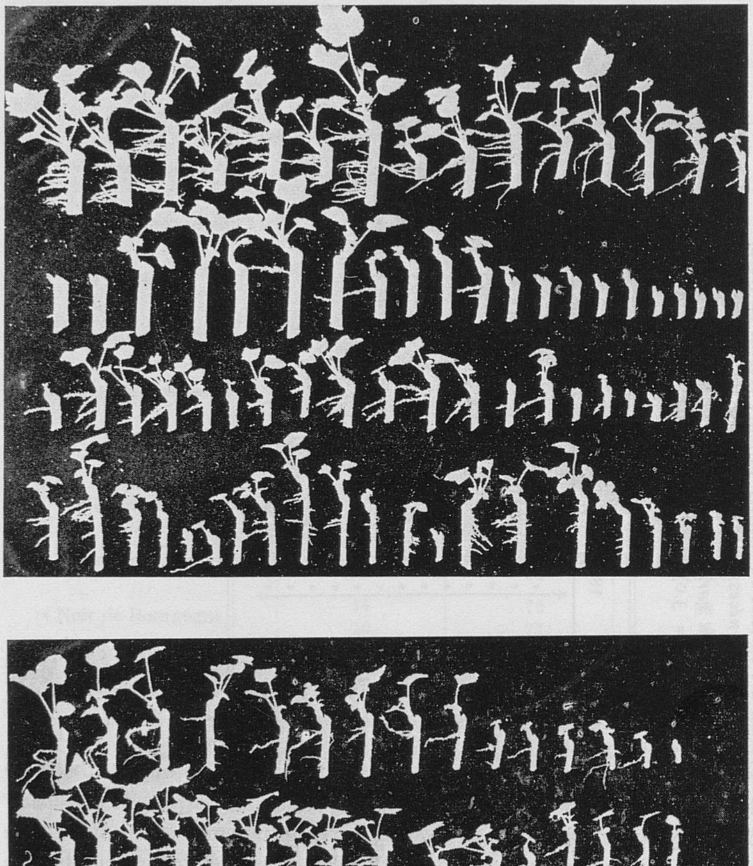


FIG. 4. — *Débourrement de boutures à un œil de différentes variétés de cassis après 10 semaines en chambre froide à + 2°C et 3 semaines en serre à 20°C*

FIG. 4. — *Bud-bursting of single-node cuttings of some Black currant varieties held 10 weeks in a cold room at 2°C then 3 weeks in a glasshouse at 20°C*

Les droites communes à chaque groupe sont représentées dans la figure 5. La première droite (1) correspond à la variété « Cotswold Cross », la moins exigeante en froid et la seconde (2) à « Goliath ». Un troisième groupe (3) comprend « Wellington XXX », « Wellington précoce », « Mendip Cross », « Malvern Cross » et « Davison's Eight » et le quatrième (4) « Noir de Bourgogne », « Silvergieter » et « Merveille de la

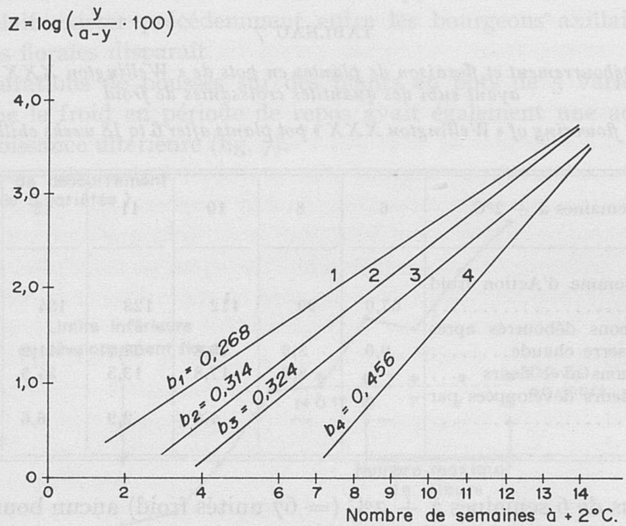


FIG. 5. — *Droites de régression représentatives du débourrement de 4 groupes variétaux de cassis après différents séjours à + 2°C*

FIG. 5. — *Regression lines for bud-bursting of 4 Black currant varietal groups in relation with chilling time at 2°C*

Gironde ». La dernière droite diffère significativement des trois autres à la fois par l'ordonnée à l'origine et par la pente (P = 0,025). Cette différence de pente traduit probablement une variation du coefficient de réaction thermique que nous n'avons pu encore mettre en évidence par ailleurs. Le classement des variétés « Goliath » et « Noir de Bourgogne » est ici en contradiction avec celui présenté dans le tableau 6 où les rameaux avaient subi le froid en conditions naturelles. Cette observation n'est pas unique et il arrive fréquemment que pour une même variété, les rameaux réagissent différemment suivant l'époque du prélèvement. Outre les besoins en froid que l'on peut mesurer sans doute sur des rameaux isolés très tôt du pied-mère, interviennent probablement dans le processus de débourrement des réactions physiologiques s'établissant au niveau de l'ensemble du buisson, qui pourraient expliquer les différences observées.

Notons également que le matériel utilisé dans cette expérience semble manifester des exigences en froid sensiblement inférieures à celles généralement rencontrées dans la nature. Cet écart est peut-être dû à l'effet blessure important, consécutif au tronçonnage des rameaux. Cet effet, pour d'autres espèces, dont les besoins en froid sont inférieurs à ceux des *Ribes*, semble perturber beaucoup les résultats attendus. Ainsi des bourgeons de Pommier sont capables d'évoluer sans froid préalable dès qu'ils sont isolés, alors que sur le rameau ils resteraient dormants.

3. *Comportement de plantes entières ayant subi des doses de froid croissantes en conditions artificielles.*

La prolongation du séjour au froid se manifeste sur l'ensemble des bourgeons par une augmentation constante du pourcentage de débourrement et un accroissement important du taux de floraison (tabl. 7).

TABLEAU 7

Débourrement et floraison de plantes en pots de « Wellington XXX » ayant subi des quantités croissantes de froid

Bud burst and flowering of « Wellington XXX » pot plants after 6 to 18 weeks chilling treatments

Nombre de semaines à + 2°C	6	8	10	11	12	13	14
Équivalence en somme d'Action froid (Q_{10} = 3,0)	67,0	90	112	123	134	146	157
P. 100 de bourgeons débourrés après 6 semaines en serre chaude	0,0	3,3	10,8	34,4	41,9	44,9	55,9
P. 100 de bourgeons avec fleurs	—	8,3	17,8	13,5	34,3	50,0	69,9
Nbre moyen de fleurs développées par bourgeon	—	—	4,4	2,9	6,6	8,0	11,0

Au-dessous de 6 semaines à + 2°C (= 67 unités froid) aucun bourgeon n'évolue même après un séjour prolongé à + 20°C. Après 6 à 10 semaines de froid on observe le départ de quelques yeux qui restent le plus souvent à l'état de rosettes sans possibilité de développement ultérieur. Aucune fleur n'apparaît, la totalité des primordia floraux avorte aux premiers stades de l'évolution du bourgeon. Au-delà



FIG. 6. — *Débourrement de la variété de cassis « noir de Bourgogne » après 7 à 14 semaines a + 2°C*
Le lot ayant subi 7 semaines de froid ne manifeste aucun signe d'évolution en serre chaude

FIG. 6. — *Pots of the Black currant variety « Noir de Bourgogne » after eight different chilling treatments from 7 to 14 weeks*
The pot hold only 7 weeks at 2°C doesn't show any growth after 3 weeks in a greenhouse

de 10 semaines, on constate une progression constante dans le nombre de bourgeons à développement normal. Toutefois, il faut attendre 13 à 14 semaines (150 unités froid) pour que le comportement du buisson devienne normal et que la floraison soit régulière (fig. 6).

Pour un séjour au froid plus réduit on remarque encore de nombreux avortements de fleurs à un stade très précoce. Celles qui se développent restent serrées au milieu de la rosette de feuilles par suite d'une absence d'élongation de la rafle qui les porte. Par la suite et même si le pourcentage de débourrement n'a pas atteint son maximum, la végétation ne présente plus d'anomalies de croissance, la floraison peut être abondante et les rafles se développent normalement. La compétition qui semblait exister précédemment entre les bourgeons axillaires végétatifs et les ébauches florales disparaît.

Des mensurations de pousses sur des plants en pots de 5 variétés de Cassis ont montré que le froid en période de repos avait également une action déterminante sur la croissance ultérieure (fig. 7).

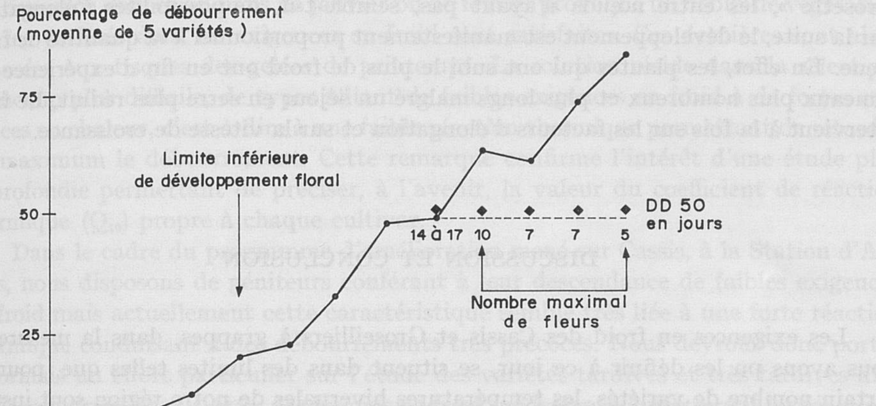


FIG. 7. — *Evolution des plants de Cassis cultivés en pots après des séjours de 6 à 18 semaines à + 2°C* (moyenne des variétés « Amos Black », « Cotswold Cross », « Noir de Bourgogne », « Silvergieter » et « Wellington XXX »)

FIG. 7. — *Évolution of pot grown plants of Black currant after staying 6 to 18 weeks at + 2°C* (means of « Amos Black », Cotswood Cross », « Noir de Bourgogne », « Silvergieter » and « Wellington XXX » varieties)

La représentation graphique des longueurs de pousses obtenues en fonction du froid reçu par la plante comprend deux parties très distinctes situées de part et d'autre d'un point minimum (10 semaines à + 2°C). Deux types de bourgeons interviennent successivement : pour une quantité de froid inférieure à 10 semaines (112 unités) les bourgeons mixtes situés le long des rameaux et qui font l'objet principal de cette étude demeurent à l'état de rosettes caractéristiques. Toutefois, les bourgeons végétatifs situés à la base des rameaux et au niveau du collet paraissent avoir des exigences en froid plus faibles puisqu'ils donnent naissance à de nouvelles pousses de remplacement. Cette végétation disparaît totalement, et ce pour toutes les variétés étudiées, après un séjour au froid égal ou supérieur à 10 semaines. A ce point minimum de la courbe tous les bourgeons débourrés demeurent au stade « rosette », les entre nœuds n'ayant pas, semble-t-il, de possibilités d'élongation. Par la suite, le développement est manifestement proportionnel à la quantité de froid reçue. En effet, les plantes qui ont subi le plus de froid ont en fin d'expérience des rameaux plus nombreux et plus longs malgré un séjour en serre plus réduit. Le froid intervient à la fois sur les facteurs d'élongation et sur la vitesse de croissance.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les exigences en froid des Cassis et Groseilliers à grappes, dans la mesure où nous avons pu les définir à ce jour, se situent dans des limites telles que, pour un certain nombre de variétés, les températures hivernales de notre région sont insuffisantes pour qu'elles soient pleinement satisfaites. Il s'ensuit des accidents de végétation et des alternances de production préjudiciables à la rentabilité des cultures.

Nous avons fait apparaître une relation entre la productivité et la satisfaction des exigences en froid (Betourne, 1969) en étudiant l'évolution des rendements de deux groupes variétaux, l'un reconnu à fortes exigences, l'autre à faibles exigences en froid. L'étude a porté d'une part sur les résultats de nos parcelles expérimentales au cours des années 1965 à 1969, d'autre part sur les résultats publiés par la Station de Skierniewice (Pologne).

Pour chaque groupe variétal et chaque essai, ont été calculées les droites de régression du rendement sur l'âge des plants. Les coefficients de régression sont identiques pour les deux groupes variétaux dans les conditions polonaises, tant à Lublin que dans la région des Carpathes alors qu'ils sont significativement différents sous nos conditions locales. Dans ce dernier cas, il est évident que les variétés à besoin élevé de froid sont défavorisées et ne peuvent exprimer toute leur potentialité de production. Aboutissant à la même conclusion on a pu montrer, *a posteriori*, après dix années de sélection, que les cultivars les plus productifs à Angers, donc les mieux adaptés, sont aussi les moins exigeants en froid. La variété « Cotswold Cross » en est un bon exemple. Elle se caractérise sur le plan agronomique par une végétation très homogène, une floraison abondante sur l'ensemble du buisson et une production élevée, rapide et régulière d'année en année. C'est en outre une variété vigoureuse dont le renouvellement en bois est assuré de façon permanente.

Dans la recherche de variétés nouvelles de Cassis et Groseillier propres à favo-

riser l'essor de cultures modernes dans des zones non traditionnelles comme l'ouest de la France ou les régions méridionales, il importe désormais de tenir compte, parmi les nombreux critères de sélection, du niveau des exigences en froid, facteur primordial de l'adaptation du végétal au milieu. Ceci permettra de limiter les essais variétaux aux types susceptibles de se développer et de fructifier normalement sans être soumis aux aléas d'hivers trop doux. Ajoutons toutefois qu'une sélection basée uniquement sur de faibles exigences en froid aboutira, à coup sûr, à de nombreux échecs. En effet, passé le cap de la levée de dormance, les exigences thermiques des *Ribes* sont relativement faibles et conduisent inévitablement à un débourrement précoce. Sous un climat nordique ou continental le froid permanent de la fin de l'hiver maintient le végétal au repos. Dans nos conditions, la fréquence des températures relativement douces au mois de janvier ou de février provoque un début de végétation sur les variétés dont les exigences en froid sont satisfaites. Ces dernières sont alors exposées aux risques des gelées de printemps. La solution réside dans la sélection, beaucoup plus difficile, de types alliant de faibles exigences en froid à de fortes exigences en chaleur, c'est-à-dire à une faible réaction thermique permettant de retarder au maximum le débourrement. Cette remarque confirme l'intérêt d'une étude plus approfondie permettant de préciser, à l'avenir, la valeur du coefficient de réaction thermique (Q_{10}) propre à chaque cultivar.

Dans le cadre du programme d'amélioration mené sur Cassis, à la Station d'Angers, nous disposons de géniteurs conférant à leur descendance de faibles exigences en froid mais actuellement cette caractéristique semble très liée à une forte réaction thermique conduisant à des débourrements très précoces. Nous devrons donc porter désormais un effort particulier sur l'étude des variétés tardives et très tardives afin de découvrir celles qui, avec des besoins de froid modestes, manifesteront les réactions thermiques les plus faibles. Ainsi obtiendrons-nous peut-être dans les prochaines descendances le type idéal souhaité, à savoir un Cassis à végétation homogène, à débourrement tardif et production élevée, adapté aux hivers doux et ayant toutefois un cycle végétatif suffisamment court pour que la maturité de ses fruits se situe dans les dates limites du marché actuel, conditionnée par une demande industrielle très groupée et réduite dans le temps.

Reçu pour publication en mai 1973.

SUMMARY

CHILLING REQUIREMENTS OF BUDS IN BLACK CURRANT (*RIBES NIGRUM* L.) AND RED CURRANT (*RIBES* SP.)

Under climatic conditions of Angers area with mild winters, researches have emphasized the hight chilling requirements of Black currants and some Red currants varieties.

In these conditions, dormancy of buds is not completely released when winter is too mild and abnormal growth can be observed with an important decrease in yield. In spring, bud burst is reduced, a lot of flowers dry an drop very early, at last the growth of buds is reduced. All these phenomena have been obtained in experimental conditions.

Experiments with one-bud cuttings, twigs and trees in flowers-pots in controlled temperatures conditions, have given the opportunity to classify varieties according to the level of their chilling requirements. This classification agrees well with the yields of varieties in our trials,

In a breeding program for these fruit species, it seems necessary to screen varieties and hybrids for their temperature requirements. The best cultivars under our climatic conditions would have low chilling requirements (like « Cotswold Cross ») and hight temperature requirement after breaking of dormancy in order to bloom not too early to avoid troubles with spring frosts.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BETOURNE M., 1969. *Recherche des besoins en froid de variétés de Cassis.* Mémoire de Fin d'Études — E. S. A. Angers (non publié), 68 pages.

BIDABE B., 1963. Contrôle de l'époque de floraison du Pommier par une nouvelle conception de l'action des températures. *C. R. Acad. Agric. France*, **49**, 934-945.

BIDABE B., 1965. L'action des températures sur l'évolution des bourgeons de l'entrée en dormance à la floraison. *XCVI^e Congr. pomol.*, Paris, 14-17 oct. 1965, 51-68.

BIDABE B., 1967. Action de la température sur l'évolution des bourgeons de Pommier et comparaison de méthodes de contrôle de l'époque de floraison. *Ann. Physiol. vég.*, **9** (1), 65-86.

DECOURTYE L., LANTIN B., VILCOT P., 1968. *Stades repères du Cassissier.* Plaquette éditée par la P. V. d'Angers.

DECOURTYE L., BRIAN C., 1967. Détermination des besoins en froid des pépins de Pomacées. Interprétation des courbes de germination. *Ann. Amélior. Plantes*, **17** (4), 375-391.

JANSONE B., 1964. Influence des conditions extérieures sur la période de repos des plantes arborescentes (en russe). *Latv. P. S. R. Zinat-Akad.* Vestis n° 3, 102-106.

KOSTRZEWA Z., SMOLARZ K., 1966. Results of variety trial of 9 « Black-currant varieties on the « Foothills of Carpathian mountains » (pol,). *Prace Inst. Sadow. skierniewicack.* **10**, 225-337.

MODLIBOWSKA I., 1960. Breaking the rest period in « Black Currants » with Gibberellic acid and low temperature. *Ann appl. Biol.*, **48** (4), 811-816.

NASR T. A. A., WAREING P. F., 1961. Studies on flower initiation in « Black Currant ». I. Some internal factors affecting flowering. II. Photoperiodic induction of flowering. *J. hort. Sci.*, **36**, n° 1, 1-17.

POUGET R., 1963. Recherches physiologiques sur le repos végétatif de la vigne (*Vitis vinifera* L.) : La dormance des bourgeons et le mécanisme de sa disparition. *Ann. Amélior. Plantes*, **13**, H. S. 1, 247 p.

RAVKIN A. S., 1964. Some characteristics of dormancy in « Currants and Gooseberries » in relation to their degree of freezing. *Agrobiologija*, n° 2, pp. 214-317 (en russe).

STOITSOHKOV J., TOPTSCHIYSKI, 1965. La durée de la dormance chez le Groseillier le le Framboisier et la stimulation de la croissance chez ces plantes (en russe). *Vissh. Selsk. Inst. G. Dimitrov. Nauchn. Trud. Ser. Resteniev.*, **17** (45), 5-14.

THOMAS G. G., WILKINSON E. H., 1963. Winter dormancy in the « Black Currant ». *Hort. Res*, **4**, n° 2, 78-88.

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (1), 45-57.

ÉTUDE DE L'HÉRÉDITÉ DE TROIS CARACTÈRES QUANTITATIFS CHEZ LE POIREAU (*ALLIUM PORRUM* L.)

B. SCHWEISGUTH

avec la collaboration technique de B. BRUANT

Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, I. N. R. A.,
78000 Versailles

RÉSUMÉ

L'hérédité de la longueur du fût, et de la longueur et de la largeur des feuilles du poireau est étudiée à partir de lignées I_1 et de leurs descendances hybrides.

Les calculs d'héritabilité ont été faits en tenant compte de l'autotétraploïdie de l'espèce.

Les résultats obtenus permettent d'orienter la sélection de ces caractères dans un système aboutissant à des variétés hybrides.

INTRODUCTION

Chez le poireau, *Allium porrum* L., la partie la plus importante de la plante est constituée par les feuilles. Les gaines foliaires sont des cylindres, emboîtés les uns dans les autres, qui forment le « fût ». Le limbe est long et étroit, en forme de triangle. Le limbe des feuilles les plus jeunes, donc les plus internes, est en partie pris dans le fût.

Les trois caractères que nous avons étudiés sont :

— la longueur du fût, *f*,

— la longueur du limbe de la plus longue feuille, L,

— la largeur, à mi-longueur, de cette feuille, *l* (voir fig. 1).

Ces caractères sont d'importance inégale pour le sélectionneur. La longueur du fût est importante : on recherche un fût assez long, environ 20 cm. La longueur du

feuillage nous intéresse parce qu'une variété à feuilles courtes donnera moins de déchets au conditionnement (feuilles coupées), et sera probablement plus commode pour la mécanisation de la culture (passage entre les rangs). La largeur est le caractère le moins important pour nous.

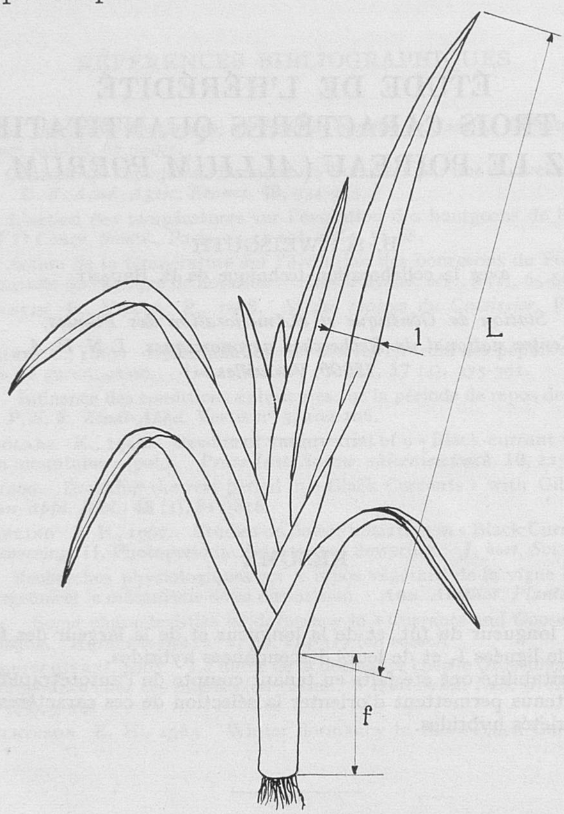


FIG. 1. — *Schémas montrant comment ont été mesurés les trois caractères étudiés*
f : longueur du fût ;
L : longueur de la plus longue feuille ;
l : largeur à mi-longueur de cette feuille.

FIG. 1. — *Drawing showing how the three characters have been measured*
f : length of stem ;
L : lenght of the longest leaf ;
l : width at half-length of this leaf.

Nous avons cherché à savoir comment s'héritaient ces caractères dans nos lignées en sélection. Nous avons utilisé des plantes I_1 et les hybrides entre ces plantes.

Le choix de ces parents (plantes consanguines) et de leurs descendances n'est pas le plus approprié pour des mesures d'héritabilité. Il aurait mieux valu pour cela choisir comme parents des plantes d'une population (supposée en équilibre) [1]. Mais notre objectif était d'abord de connaître le comportement de ces caractères dans des hybrides $I_1 \times I_1$, à cause du système de création de variétés que nous expérimentons, à savoir des hybrides entre des clones mâle-stériles et des lignées I_1 (ms $\times$ I_1) (SCHWEISGUTH, 1970).

(1) Ou de plusieurs populations pour avoir plusieurs estimations de h^2.

Les exemples d'étude de caractères quantitatifs dans des espèces autotétraploïdes sont relativement rares. Ils concernent soit le Dactyle, soit la Luzerne ; mais le plus souvent ne prennent pas en considération les conséquences de la tétraploïdie (KALTON *et al.*, 1952 ; ADAMS et SEMENIUK, 1958). PERGAMENT et DAVIS (1961) ont comparé deux modèles d'analyse (disomique et tétrasomique) pour l'étude de la hauteur et du rendement chez la Luzerne.

Ce travail est donc une contribution à l'étude expérimentale de l'héritabilité chez les espèces autotétraploïdes.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. — *Matériel*

Deux expériences ont été faites avec deux séries différentes de matériel.

Expérience 1969-1970.

227 plantes I_1 ont été mesurées. Elles provenaient de 15 lignées I_1, issues des variétés suivantes :

— « Briand tardif » (GUILLARD) ;
— « Carentan » (Victor BORET) ;
— « Très long de Serbie » (VILMORIN) ;
— « Goliath » (R. ZWANN) ;
— « Solaise violet » (GONDIAN) ;
— « Mézières » (Victor BORET).

56 croisements ont été réalisés, entre plantes issues en général de variétés différentes, toujours de lignées I_1 différentes (pas de croisement frère $\times$ sœur).

41 descendances hybrides ont été utilisées, dans lesquelles on a mesuré de 3 à 20 plantes.

Expérience 1970-1971.

225 plantes I_1 ont été mesurées. Elles provenaient de 17 lignées I_1, issues des variétés suivantes :

— « Liège » ;
— « Solaise violet » (GONDIAN) ;
— « Le Premier » (CAILLARD et QURIS) ;
— « Elbeuf » ;
— « Mézières » (Victor BORET) ;
— « Géant de Saulx » ;
— « Briand tardif » (R. GUILLARD) ;
— « Géant précoce ».

62 croisements ont été réalisés de la même manière que dans l'expérience précédente. Mais seulement 33 descendances hybrides ont pu être utilisées (de 3 à 20 plantes mesurées).

B. — *Techniques*

Les croisements ont été faits sans castration en isolant dans un sachet les deux parents choisis. Les semences récoltées sur la plante considérée comme femelle, sont un mélange d'hybrides $I_1 \times I_1$ et d'autofécondations I_2.

Les semis de ces semences ont été faits en châssis, au mois d'avril, pour assurer la meilleure levée possible. Le tri entre hybrides et lignées a été fait au repiquage, fin juin sur la différence de vigueur entre ces deux types de descendances. A la récolte on a trouvé une grande majorité d'hybrides et quelques plantes I_2.

Les descendances hybrides ont été plantées en lignes, les unes à côté des autres, sans répétition.

Les lignées I_1, d'où ont été pris les parents faisaient partie des pépinières 1969 et 1970, plantées sans répétition.

Dans la deuxième expérience nous avons semé dans les mêmes conditions que les hybrides, 10 des lignées I_1 d'où l'on avait tiré des parents. Nous les avons placées comme témoins près des hybrides qui leur étaient apparentés.

Les trois caractères ont été mesurés sur les hybrides et les lignées témoins, à la récolte en automne (fin septembre 1970 et mi-octobre 1971). Ils ont été mesurés sur les parents au printemps, avant la montaison. Nous avons choisi de faire ces mesures à cette époque sur les plantes en place pour avoir le maximum de chance de survie jusqu'à la floraison.

Les croisements ont été faits de façon à obtenir un nombre équivalent des six combinaisons possibles entre plantes à fût long, moyen ou court. Nous avons essayé de répartir de la même manière les combinaisons entre trois classes de longueur et trois classes de largeur du feuillage. Le tableau 1 montre qu'il n'y a pas en effet de corrélation significative entre parents d'un même hybride, pour chacun des caractères.

TABLEAU 1

	f	L	*l*
1969-70 d.l. = 40	0,252 0 NS	0,094 6 NS	0,204 8 NS
1970-71 d.l. = 32	0,089 7 NS	— 0,065 2 NS	— 0,067 5 NS

Corrélations entre les parents d'un même hybride pour chacun des trois caractères étudiés.

Correlations between the parents of a same hybrid for each of the three characters.

C. — *Méthodes de calcul*

a) *Héritabilité.*

Le Poireau est une espèce autotétraploïde (BERNINGER et BURET, 1967). L'interprétation génétique des relations parent-enfant chez les espèces autotétraploïdes est différente de celle qui est faite chez les diploïdes. Dans une population panmictique à l'équilibre, la covariance parent-enfant est, en l'absence d'épistasie :

cov OP $= 1/2\sigma_A^2 + 1/6\sigma_D^2$ (KEMPTHORNE, 1955), alors qu'elle est $1/2\sigma_A^2$ (FALCONER, 1960) chez les diploïdes. Une partie donc de la covariance chez les tétraploïdes est due aux effets de dominance.

Dans le cas de l'expérience les parents sont consanguins (plante I_1), ce qui modifie l'expression de cette covariance (GALLAIS, communication personnelle) :

$$\text{cov OP} = K_A\sigma_A^2 + [K_D\sigma_D^2 + K_D'\sigma_{D'}^2 + K_{AD}\sigma_{AD} + (K_C - F_O F_P)\Delta^2]$$

où

- A est l'effet d'additivité ;
- D, l'effet de dominance entre gènes indépendants ;
- D', l'effet de dominance entre gènes identiques ;
- σ_{AD}, la covariance entre effet d'additivité et effet de dominance ;
- Δ, la dépression maximale due à la consanguinité,
- K_A, K_D, K_D', K_{AD} et K_C sont les coefficients attachés aux composantes de la covariance ; et F_O et F_P, les coefficients de consanguinité des enfants et des parents respectivement.
- σ_{AD} et $(K_C - F_O F_P)$ peuvent être des quantités négatives, et la quantité entre crochets peut s'annuler sans que les effets de dominance soient nuls.

Chez les diploïdes, l'héritabilité, $h^2 = \frac{\sigma^2_A}{\sigma^2_P}$, peut être simplement estimée par le coefficient de régression des enfants sur les parents : $h^2 = 2b_{OP}$.

Si nous conservons cette définition de l'héritabilité pour les tétraploïdes, nous avons :

$$b_{OP} = \frac{K_A\sigma^2_A + I}{\sigma^2_P}$$

(où I est la quantité entre crochets de la formule de covariance),

d'où l'on tire :

$$h^2 = 1/K_A \left(b_{OP} - \frac{I}{\sigma^2_P}\right)$$

Nous ne pouvons pas estimer la valeur de I ; nous venons de voir qu'elle peut être nulle. La régression des enfants sur les parents ne nous donne qu'une estimation imprécise de l'héritabilité.

Dans notre cas $K_A = 3/4$, donc notre estimation de h^2 sera $4/3b_{OP}$.

Nous avons utilisé dans nos calculs les parents moyens $\frac{P_1 + P_2}{2}$ et donc $h^2 \simeq 2/3b_{O\bar{P}}$.

Certains parents sont liés entre eux, étant tirés de la même famille I_1 : une partie de la covariance entre plantes d'une même famille I_1 est due aux effets génétiques et une autre aux effets du milieu commun (même ligne). Dans nos calculs nous avons utilisé les parents moyens et nous avons considéré que deux « parents moyens » sont liés si les deux partenaires d'un « parent moyen » sont tirés des deux lignées dont sont tirés les partenaires de l'autre « parent moyen ». Par exemple : S_x 223-5 × P_r 94-5 et S_x 223-12 × P_r 94-8 sont liés, les parents étant issus des deux lignées S_x 223 et P_r94.

Nous avons considéré, par contre, que les « parents moyens » tels que S_x 223-4 × L_i 130-4 et S_x 223-5 × P_r 94-5 sont indépendants bien qu'une lignée — S_x 223 — ait fourni un parent à chacun. Cette approximation permet des calculs plus simples.

Nous avons calculé le coefficient de régression des enfants sur les parents, en écrivant :

$$b_{O\bar{P}} = \frac{\text{cov } O\bar{P}}{\text{var } \bar{P}}$$

où cov $O\bar{P}$ représente la covariance entre les enfants et les parents moyens, calculée de la manière habituelle, et var $\bar{P}$ représente la variance des parents moyens calculée à l'aide de la formule suivante :

$$\text{var } \bar{P} = \frac{\sum_i \frac{i}{n_i} X^2_{io} - \frac{1}{N} X^2_{oo}}{p - 1}$$

où

- p est le nombre de « parents moyens » indépendants, ou nombre de familles (famille : ensemble de parents moyens issus des deux mêmes lignées I_1),
- n_i le nombre de « parents moyens » liés, de la i ième famille (variant de 1 à 3),
- X_{io} somme de la i ième famille pour le caractère étudié,
- X_{oo} somme globale $(\sum X_{io})$,
- et N effectif total $\left(\sum_i n_i\right)$.

Le nombre de degrés de liberté de $b_{O\bar{P}}$ sera alors proche de $p - 2$.

b) *Corrélations entre caractères.*

Pour compléter l'étude de l'héritabilité de chacun des caractères, nous avons calculé certaines corrélations entre ces caractères pris deux à deux :

— corrélation phénotypique entre les caractères mesurés sur les hybrides (enfants) : r_P,

— corrélation entre un caractère mesuré sur les parents moyens et un autre caractère mesuré sur les enfants, et la corrélation réciproque (exemple : $l_{\bar{P}} \times L_O$ et $l_O \times L_{\bar{P}}$) : $r_{\bar{P}O}$ et $r_{O\bar{P}}$.

La corrélation phénotypique nous montre si deux caractères sont liés, que ce soit du fait de l'hérédité, ou du fait de l'influence du milieu.

Les corrélations $r_{\bar{P}O}$ et $r_{O\bar{P}}$ nous indiquent ce que nous pouvons attendre pour la valeur d'un caractère dans une descendance, dont nous avons sélectionné les parents sur un autre caractère.

$r_{\bar{P}}$ et $r_{\bar{P}O}$ (et $r_{O\bar{P}}$) ont été calculés directement d'après les données expérimentales. Nous avons calculé le nombre de degrés de liberté attaché à chaque corrélation d'après le nombre p de « familles » dans chacune des expériences : il est égal à $p - 2$.

II. — RÉSULTATS

L'expérience 1969-70 a été scindée en deux parties : (A) où aucun parent n'est tiré des deux lignées I_1 Serb. 3 et Serb. 6 (« Très long de Serbie »), (B) où un parent est tiré de l'une ou l'autre de ces lignées. La justification de ce partage apparaît nettement dans les résultats qui suivent :

A. — *Estimation de l'héritabilité*

a) *Longueur du fût*, f.

Le tableau 2 présente les résultats du calcul du coefficient de régression des enfants sur les parents moyens et de l'héritabilité.

TABLEAU 2

	d.l.	$b_{O\bar{P}}$	$h^2 \simeq 2/3 b_{O\bar{P}}$
1969-70 { A	13	0,954 ± 0,476	0,636 ± 0,317
1969-70 { B	7	0,453 ± 0,502	0,302 ± 0,335
Ensemble	22	0,692 ± 0,308	0,461 ± 0,205
1970-71	22	0,673 ± 0,419	0,448 ± 0,279

Coefficient de régression des enfants sur les parents moyens et estimation de l'héritabilité de la longueur du fût.

Coefficient of offspring on mid-parent regression and estimate of heritability for stem length.

Nous remarquons que les valeurs de cette héritabilité sont très voisines dans les deux expériences (0,46 et 0,45). Mais que dans l'expérience 1969-70 les valeurs sont très différentes entre (A) et (B), 0,64 et 0,30 respectivement.

On remarquera la précision relativement mauvaise des estimations.

b) *Longueur des feuilles*, L.

Le tableau 3 montre que l'héritabilité estimée dans l'expérience 1969-70 est plus faible que celle estimée dans l'expérience 1970-71, 0,22 contre 0,38. De nouveau, nous constatons une valeur plus faible pour (B) que pour (A) — 0,20 contre 0,31. Mais les erreurs attachées à ces deux dernières estimations sont très fortes.

TABLEAU 3

	d.l.	b_{OP}	$h^2 \simeq 2/3 b_{O\bar{P}}$
1969-70 A	13	0,469 ± 0,682	0,313 ± 0,454
1969-70 B	7	0,304 ± 0,836	0,202 ± 0,557
Ensemble	22	0,326 ± 0,288	0,217 ± 0,192
1970-71	22	0,569 ± 0,354	0,379 ± 0,236

Coefficient de régression des enfants sur les parents moyens, et estimation de l'héritabilité de la longueur des feuilles.

Coefficient of offspring on mid-parent regression and estimate of heritability for leaf length.

c) *Largeur des feuilles*, l.

Le tableau 4 montre que l'héritabilité estimée dans l'expérience 1969-70 est proche de celle estimée dans la suivante, 0,19 et 0,23. La partie (B) de la première semble montrer une héritabilité plus forte que celle de la partie (A). Mais les erreurs sont telles qu'on ne peut assurer qu'il y ait une réelle différence entre les deux.

TABLEAU 4

	d.l.	$b_{O\bar{P}}$	$h^2 \simeq 2/3 b_{O\bar{P}}$
1969-70 A	13	0,084 ± 0,229	0,056 ± 0,153
1969-70 B	7	0,395 ± 0,724	0,263 ± 0,482
Ensemble	22	0,280 ± 0,244	0,186 ± 0,163
1970-71	22	0,352 ± 0,206	0,235 ± 0,137

Coefficient de régression des enfants sur les parents moyens, et estimation de l'héritabilité de la largeur des feuilles.

Coefficient of offspring on mid-parent regression and estimate of heritability for leaf width.

Pour l'ensemble de ces résultats on constate que l'erreur attachée à chaque estimation est importante. Malgré cela, il y a une différence nette de comportement héréditaire des trois caractères qui se classent par ordre croissant d'héritabilité dans l'ordre *l*, L, *f*.

B. — *Corrélations entre caractères*

Le tableau 5 présente les corrélations calculées entre les caractères pris deux à deux.

TABLEAU 5

Caractères	Expériences		d.l.	r_P	$r_{\bar{P}O}$	$r_{O\bar{P}}$
$f \times$ L	1969-1970	(A)	13	0,775*	0,640*	0,519*
		(B)	7	0,280	— 0,041**	0,706*
		Ensemble	22	0,180	— 0,026**	0,556*
	1970-1971		22	0,516*	0,377	0,448*
$f \times l$	1969-1970	(A)	13	0,069	0,079	0,199
		(B)	7	— 0,545	— 0,466	— 0,213
		Ensemble	22	— 0,514*	— 0,532*	— 0,220
	1970-1971		22	0,094	0,144	0,006
L $\times l$	1969-1970	(A)	13	0,252	— 0,027	0,212
		(B)	7	0,445	— 0,524	0,298
		Ensemble	22	0,537*	— 0,255**	0,413*
	1970-1971		22	0,290	— 0,022	0,062

* Corrélations significativement différentes de 0 (seuil 0,05).
** $r_{\bar{P}O}$ significativement différent de $r_{O\bar{P}}$ (seuil 0,05).

Corrélations entre les caractères pris deux à deux :
r_P = corrélation phénotypique,
$r_{\bar{P}O}$ = corrélation entre le premier caractère mesuré sur les parents moyens et le deuxième caractère mesuré sur les enfants,
$r_{O\bar{P}}$ = corrélation réciproque de $r_{\bar{P}O}$

Correlations between characters two by two :
r_P = phenotypic correlation,
$r_{\bar{P}O}$ = correlation between the first character measured on mid-parents and the second one measured on offsprings,
r_{OP} = reciprocal of $r_{\bar{P}O}$.

Expérience 1970-71.

Dans cette expérience les seules corrélations notables apparaissent entre longueur du fût (f) et longueur du feuillage (L). Les corrélations entre parents moyens et enfants ($r_{\bar{P}O}$ et $r_{O\bar{P}}$) sont semblables.

Les corrélations entre les autres caractères ($f \times l$ et L $\times$ l) sont très faibles ou nulles.

Expérience 1969-70.

Ici les corrélations significativement différentes de zéro intéressent les trois combinaisons de caractères.

$f \times L$. Dans la partie (A) les corrélations sont positives et rappellent les résultats obtenus dans l'autre expérience. Dans la partie (B) et dans l'ensemble r_P est assez faible, $r_{\bar{P}O}$ est négatif mais très proche de zéro, et $r_{O\bar{P}}$ est positif et significativement différent de $r_{O\bar{P}}$.

$f \times l$. Dans la partie (A) les corrélations sont faibles comme celles obtenues en 1970-71. Dans (B) et dans l'ensemble de l'expérience apparaissent des corrélations négatives, qui ne sont significatives que pour l'ensemble (r_P et $r_{\bar{P}O}$).

$L \times l$. Il n'y a de corrélations significatives que pour l'ensemble de l'expérience. La corrélation phénotypique est positive. r_{OF} est significative et positive et différente de r^{-}_{O} qui est négative.

C. — *Effet d'hétérosis*

Les lignées I_1, témoins de l'expérience 1970-71 nous ont permis de calculer la différence entre la valeur moyenne de ces lignées et la valeur moyenne des hybrides apparentés pour chaque caractère.

Nous avons vérifié que les mesures faites à l'automne 1971 sur ces lignées étaient en bonne corrélation avec celles faites au printemps 1970. Pour chaque caractère la corrélation est élevée et significative :

$$f : r = 0{,}7194 \quad \text{significatif à } P = 0{,}02$$
$$L : r = 0{,}8508 \quad \text{significatif à } P = 0{,}01$$
$$l : r = 0{,}8437 \quad \text{significatif à } P = 0{,}01$$

TABLEAU 6

Caractère	Moyenne I_1 (cm)	Moyenne hybrides (cm)	Valeur du t
f	12,41	13,24	1,049
L	68,78	78,51	2,892*
l	2,65	3,22	4,702**

* Significatif à P = 0,05.
** Significatif à P = 0,01.

Différence entre lignées I_1 et hybrides apparentés pour chacun des trois caractères (test t avec 8 d.l). (Expérience 1970-71).

Differences between I_1 lines and related hybrids for each of the three characters (t test with 8 d.l.). (1970-71 experiment).

Le tableau 6 donne les valeurs moyennes pour les caractères des I_1, et des hybrides. Si nous faisons le rapport hybrides/lignées I_1, pour les trois caractères nous obtenons :

$$f = 1{,}07$$
$$L = 1{,}14$$
$$l = 1{,}21$$

Ce qui donne une idée de l'importance relative de l'effet d'hétérosis pour chacun.

Nous pouvons remarquer que les caractères se classent par ordre croissant d'effet d'hétérosis à l'inverse de l'ordre croissant d'héritabilité.

D. — *Cas des lignées Serb 3 et Serb 6*

La lecture des tableaux 2 à 5 montre que ces deux lignées introduisent des différences dans la valeur des estimations d'héritabilité ou de corrélation entre caractères. Elles sont issues d'une population très différente des autres populations

utilisées dans l'expérience 1969-70 : fût plus long, feuilles relativement courtes, et très étroites. Bien que ces deux lignées soient assez différentes l'une de l'autre quant à la longueur de leur fût — Serb 3 est nettement plus court que Serb 6 — elles sont assez semblables par les deux autres caractères.

TABLEAU 7

<table>
<tr><th rowspan="2">Caractère</th><th rowspan="2"></th><th rowspan="2">Partie (A)</th><th colspan="2">Partie (B)</th></tr>
<tr><th>I_1 Serb</th><th>I_1 non-Serb</th></tr>
<tr><td rowspan="3">f</td><td>Parents moyens</td><td>4,26</td><td colspan="2">8,25</td></tr>
<tr><td>Parents individuels</td><td>—</td><td>8,65</td><td>5,16</td></tr>
<tr><td>Hybrides</td><td>7,57</td><td colspan="2">5,31</td></tr>
<tr><td rowspan="3">L</td><td>Parents moyens</td><td>60,84</td><td colspan="2">48,36</td></tr>
<tr><td>Parents individuels</td><td>—</td><td>28,86</td><td>74,93</td></tr>
<tr><td>Hybrides</td><td>103,9</td><td colspan="2">62,7</td></tr>
<tr><td rowspan="3">l</td><td>Parents moyens</td><td>64,86</td><td colspan="2">13,02</td></tr>
<tr><td>Parents individuels</td><td>—</td><td>11,99</td><td>33,85</td></tr>
<tr><td>Hybrides</td><td>12,18</td><td colspan="2">13,85</td></tr>
</table>

Variances des parents moyens, des parents individuels — Serb ou non-Serb dans (B) —, et de leurs hybrides dans l'expérience 1969-70.

Mid-parents, individual parents — Serb or non-Serb in (B) —, and offspring variances in the 1969-70 experiment.

Nous avons réuni dans le tableau 7 les variances phénotypiques des parents moyens de (A) et de (B), des parents « Serb » et « non-Serb » de (B) — calculées directement avec les résultats des mesures — et des hybrides de (A) et de (B), pour chacun des caractères étudiés.

En général les deux lignées introduisent des variances de parents moyens plus faibles que celles de (A), du simple fait qu'elles se ressemblent beaucoup, sauf pour le fût.

Il est intéressant de comparer les variances des hybrides de (A) et de (B) :

a) pour le fût, il y a peu de différence, mais le fait que celle de (B) soit un peu plus faible peut indiquer une certaine dominance du caractère « fût long » des lignées « Serb »,

b) pour la longueur des feuilles, la différence est plus forte, et la faible variance des hybrides de (B) montre que les deux lignées étudiées ont quelques gènes majeurs dominants qui déterminent un feuillage court : $\overline{L}$ (A) = 78,59 cm, $\overline{L}$ (B) = 68,94 cm, alors que la moyenne des parents de (A) et de (B) (« Serb. » et « non-Serb »), est semblable,

c) pour la largeur des feuilles, les variances ne sont pas différentes et cela

malgré une variance très faible des parents moyens de (B). Pour ce caractère les parents « Serb » sont très différents des autres (feuilles très étroites) et leurs descendances hybrides s'en ressentent, $\bar{l}$ (A) = 3,30 cm, $\bar{l}$ (B) = 2,55 cm. Les gènes impliqués ont des effets mineurs. L'héritabilité de ce caractère semble d'ailleurs un peu plus forte dans (B) que dans (A).

Ces caractéristiques des lignées Serb 3 et Serb 6 expliquent les corrélations négatives entre f et l du tableau 5.

Le fait que ces deux lignées aient un feuillage de longueur moyenne, mais donnent des hybrides à feuillage relativement court, explique, dans les corrélations entre f et L et, L et l, que $r_{\bar{P}O}$ soit différent de $r_{O\bar{P}}$.

Pour illustrer ceci, prenons comme exemple les corrélations entre longueur du fût (f) et longueur du feuillage (L). Nous avons pour l'ensemble de l'expérience 1969-70.

$$r_{\bar{P}O} = -0,026 \qquad \text{et} \qquad r_{O\bar{P}} = 0,556$$

La première corrélation signifie que si l'on sélectionne des parents moyens à fût long, on obtient des hybrides à feuillage de longueur moyenne (alors que dans l'expérience 1970-71, on aurait obtenu des hybrides à feuillage relativement long : $r_{\bar{P}O} = 0,640$). Dans cette sélection des parents, on inclut en effet, les parents Serb., dont les hybrides ont un feuillage relativement court.

La deuxième corrélation signifie que si l'on sélectionne des parents à feuilles longues, on obtient des hybrides à fût relativement long. Dans cette sélection, en effet, on inclut des parents Serb qui ont un feuillage comparable aux autres parents, et qui donnent des hybrides à fût long.

III. — DISCUSSION ET CONCLUSION

Pour une étude d'héritabilité, le choix des parents dans nos expériences n'était pas le meilleur. Nous l'avons justifié en introduction en rappelant la méthode de sélection que nous mettons au point à Versailles.

Il faut ajouter que les calculs ont été faits comme si les lignées I_1 étaient issues d'une même population en équilibre. Or, elles sont issues de populations différentes (quelques-unes très différentes des autres, comme « Très long de Serbie »), elles-mêmes soumises à une certaine pression de sélection et à une certaine consanguinité.

Ces lignées I_1 sont donc plus consanguines que si elles étaient issues d'une population à l'équilibre, mais peut-être plus différentes les unes des autres étant issues d'une super-population englobant plusieurs variétés. Il ne nous est pas possible d'évaluer le biais introduit dans nos estimations par ces déviations.

Nous avons déjà remarqué qu'aux héritabilités les plus faibles correspondent les effets d'hétérosis les plus forts. Les mesures des effets d'hétérosis — effets non-additifs des gènes — confirment donc les estimations d'héritabilité.

L'héritabilité de la longueur du fût est assez bonne. Nous pouvons donc sélectionner les clones mâle-stériles et les lignées I_1 pour ce caractère et obtenir les hybrides espérés.

L'héritabilité de la longueur des feuilles est plus faible. La sélection pourra se faire sur les parents puis sur les hybrides (aptitude à la combinaison).

Quant à la largeur des feuilles, c'est un caractère assez faiblement héritable qui devra surtout être jugé sur les hybrides. Seuls des parents à feuilles très étroites issus de « Très long de Serbie » nous donneront sûrement des hybrides à feuilles étroites. Mais ceci n'a pas d'intérêt particulier.

Par contre, les lignées issues de cette variété peuvent être très utiles pour obtenir des hybrides à fût long et feuilles courtes. Elles permettent de rompre la liaison observée entre fût long et feuilles longues. Nous les utilisons pour intégrer dans une partie de notre matériel les gènes déterminant un feuillage court.

Ces expériences n'ont pas donné lieu à des estimations précises de l'héritabilité des caractères que nous avons étudiés, mais elles nous donnent de bonnes indications pour notre travail de sélection. Elles ont de plus permis de révéler les qualités particulières de deux lignées I_1.

Reçu pour publication en mars 1973.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier M. Gallais pour son aide dans l'établissement des méthodes de calcul d'héritabilité.

SUMMARY

STUDY ON THE HEREDITY OF THREE QUANTITATIVE CHARACTERS OF LEEK (*ALLIUM PORRUM* L.)

The heritability of length of stem, length of the longest leaf and width at half-length of this leaf have been estimated in Leek. The material used were S_1 lines and their hybrid progenies. The method of estimation of h^2, utilizing offspring-mid-parent regression, is established taking into account the fact that Leek is an autotetraploid species.

Our estimate of h^2 is $2/3 b_{O\bar{P}}$

The results are : length of stem, $h^2 = 0.30$ to 0.64 ; length of leaf, $h^2 = 0.20$ to 0.38 ; width of leaf, $h^2 = 0.06$ to 0.26.

There is a positive genetic correlation between length of stem and length of leaf. But it does not hold for two S_1 lines from the cv. « Très long de Serbie » and their hybrid progenies, which possess major dominant genes for shortness of leaf.

Heterosis for those characters have been measured by the ratio S_1 mean value/$S_1 \times S_1$ mean value, the S_1 having been grown with their hybrids. The largest is the heterosis, the smallest is the heritability.

For pratical breeding work, the length of stem can be selected efficiently on the parents (male sterile clones and S_1 lines), the length of leaf can be selected on both parents and hybrids (combining ability), the width of leaf will be selected, if necessary, on the hybrids. The S_1 lines from the cv. « Très long de Serbie » will enable us to produce hybrids with long stem and short leaves.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Adams M. W., Semeniuk G., 1958. The heritability of reaction in Alfalfa to common leafspot. *Agron. J.*, **50**, 677-79.

Falconer D. S., 1960. *Introduction to quantitative genetics.* The Ronald Press Company New York, 165-185.

KALTON R. R., SMITH A. G., LEFFEL R. G., 1952. Parent-inbred progeny relationships of selected Orchardgrass clones. *Agron. J.*, **44**, 481-486.

KEMPTHORNE O., 1955. The correlation between relatives in a simple autotetraploid population. *Genetics*, **40**, 168-174.

PERGAMENT E., DAVIS R. L., 1961. Quantitative inheritance of height and yield in Alfalfa, *Medicago sativa* L. *Crop. Sci.*, **1**, 221-224.

SCHWEISGUTH B., 1970. Études préliminaires à l'amélioration du Poireau *A. porrum* L. Proposition d'une méthode d'amélioration. *Ann. Amélior. Plantes*, **20**, 2, 215-231.

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (1), 59-66.

ÉTUDE CYTOLOGIQUE DU GENRE *CORYLUS*. MISE EN ÉVIDENCE D'UNE TRANSLOCATION HÉTÉROZYGOTE CHEZ QUELQUES VARIÉTÉS DE NOISETIER CULTIVÉ (*C. AVELLANA*), A FERTILITÉ POLLINIQUE RÉDUITE

G. SALESSES

avec la collaboration technique de A. BONNET

Station d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches de Bordeaux, I. N. R A,
33140 Pont de la Maye

RÉSUMÉ

Les noisetiers cultivés appartiennent à l'espèce *Corylus avellana*. Une étude cytologique de quelques variétés a permis :

— de confirmer le nombre chromosomique ($2n = 22$) de cette espèce,

— de mettre en évidence chez les variétés à fertilité mâle réduite une translocation hétérozygote.

La discussion porte essentiellement sur les divers types de disjonctions possibles à partir des configurations multivalentes formées et leur conséquence sur la fertilité pollinique.

INTRODUCTION

La majorité des noisetiers cultivés appartient à l'espèce *avellana* du genre *Corylus*, espèce diploïde chez laquelle WOODWORTH (1926) avait dénombré 28 chromosomes alors que Marie-Luce DE POUCQUES (1950) et Berta DANIELSON (1946) n'en notaient que 22.

Par ailleurs, parmi les variétés appartenant à cette espèce, certaines présentent une fertilité pollinique normale alors que chez d'autres, on note une réduction notable de celle-ci.

Les observations dont nous rendons compte dans le présent travail furent conduites en méiose sur cellules mères de grains de pollen ; elles avaient pour but d'une part de confirmer le nombre chromosomique, en deuxième lieu de préciser le comportement méiotique de cette espèce, et enfin de voir si la baisse de fertilité notée chez certaines variétés était liée à un comportement méiotique particulier.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. — *Le matériel végétal*

— Variétés à floraison mâle précoce et à fertilité pollinique normale.
« Macrocarpa »,
« Grossal » (synonyme « Gironella »).

— Variétés à floraison mâle précoce et à fertilité pollinique réduite.
« Fertile de Coutard » (synonyme « Barcelona », U. S. A.),
« Ronde du Piémont » (synonyme « Tonde Gentile del Longha »),
« Segorbe »,
« Hybride 315 » (hybride présumé entre « Ronde du Piémont » et « Merveille de Bollwiller »).

— Variétés à floraison mâle tardive et à fertilité pollinique normale.
« Merveille de Bollwiller » (synonyme « Géante de Halle »),
« Longue d'Espagne » (synonyme « Kentish Cob », « Angleterre », « Du Chilly », « U. S. A. »),
« Morell ».

Toutes les variétés utilisées sont cultivées dans des conditions identiques à Bordeaux.

B. — *Les méthodes*

Les chatons mâles entiers sont fixés dans du Carnoy (6 : 3 : 1) pendant 48 heures ; ils sont ensuite transférés dans un bain de carmin acétique préparé selon BELLING où ils séjournent 3 à 4 jours avant l'exécution des squashes. Cette conservation peut se poursuivre plusieurs mois au réfrigérateur. Les squashes des cellules mères de pollen sont réalisés dans du carmin acétique ferrique en éliminant les parois de l'étamine.

La fertilité pollinique est estimée par étude de la constitution du pollen, après coloration entre lame et lamelle dans du carmin acétique.

II. — RÉSULTATS DES OBSERVATIONS CYTOLOGIQUES ET DISCUSSION

A. — *Nombre chromosomique*

A la suite de ses observations en méiose, WOODWORTH attribuait, en 1928, le nombre $2n = 28$ à l'espèce *avellana* ; cependant, il signalait lui-même les difficultés rencontrées pour individualiser chaque configuration. Il reste fort probable que certaines configurations de grande taille ont été interprétées comme des groupes de bivalents : c'est aussi l'opinion de Berta DANIELSON (1945) et de Marie-Luce DE POUCQUES (1950) commentant les résultats obtenus par ce premier auteur, après avoir elles-mêmes réalisé des observations en mitose et en méiose.

Nos observations, en méiose, et en particulier sur des anaphases de première division, permettent de confirmer catégoriquement les résultats de Berta DANIELSON et de Marie-Luce DE POUCQUES qui ont attribué à *avellana* le nombre de $2n = 22$.

B. — *Comportement méiotique*

Les comportements méiotiques moyens ainsi que les fertilités mâles figurent dans le tableau 1.

a) *Variétés à fertilité pollinique normale.*

Toutes ces variétés, à floraison mâle soit précoce soit tardive, présentent un comportement méiotique typiquement diploïde (10,96 à 11 II en moyenne par cellule). La faible fréquence des bivalents en anneau doit être soulignée (1,72 à 2,66 en moyenne par cellule).

Aucune anomalie méiotique n'est à signaler si ce n'est la disjonction légèrement retardée d'un bivalent, sans incidence sur la répartition anatélophasique : toutes les anaphases I dénombrées avec certitude présentaient en effet une disjonction symétrique 11 : 11.

b) *Variétés à fertilité pollinique réduite.*

Toutes les variétés étudiées sont caractérisées par la formation d'un quadrivalent avec une fréquence non négligeable (0,12 à 0,26 en moyenne par cellule). En outre, on peut noter l'existence de cellules contenant un trivalent et un univalent (0,11 à 0,29 en moyenne par cellule) : si l'on considère cette dernière catégorie comme des quadrivalents manqués, on est en mesure de considérer une moyenne de 0,30 à 0,52 quadrivalent potentiel par cellule.

Chez une espèce diploïde, l'existence de ces associations accompagnée d'une fertilité mâle réduite d'environ 50 p. 100 constitue une forte présomption de translocation à l'état hétérozygote. Deux faits supplémentaires sont en faveur de cette hypothèse :

— La mise en évidence, au pachytène, de configurations en forme de T, plus rarement de + ;

— La présence dans certaines cellules en anaphase I, de deux bivalents retardés en plaque équatoriale, par suite d'un blocage de la terminalisation que l'on peut attribuer à un manque d'homologie « segmentaire »...

La forme et la fréquence des quadrivalents et des trivalents autorise une estimation de l'importance des fragments échangés.

Le tableau 2 présente la répartition des diverses configurations formées par les deux paires chromosomiques impliquées dans la translocation.

Malgré quelques différences, certains faits peuvent être considérés pour l'ensemble des variétés à fertilité pollinique réduite :

— Une grande majorité des cellules contient 11 bivalents (61 p. 100) ce qui indique que les fragments échangés sont relativement courts.

— La faible fréquence des anneaux parmi les quadrivalents (16 p. 100) semble confirmer la petite taille d'un des deux fragments impliqués. L'existence de cellules contenant un trivalent et un univalent vient renforcer l'idée qu'un des deux fragments est plus court que l'autre.

Outre le blocage de deux bivalents, déjà signalé, on a pu observer : la division précoce d'un ou de deux univalents en anaphase I, des répartitions déséquilibrées

TABLEAU I

Comportements méiotiques moyens et fertilités polliniques

Mean meiotic behaviours and male fertilities

Variétés	Nombre de cellules analysées	I vrais	II droits	II en anneau	(III + I)	IV	Fertilité ♂ en p. 100
Précoces à fertilité normale							
« Macrocarpa »	60	0,00	8,83	2,16	—	—	96
« Grossal »	74	0,05	8,31	2,66	—	—	95
Précoces à fertilité réduite							
« Fertile de Coutard »	171	0,11	8,10	2,07	0,11	0,26	40
« Ronde du Piémont »	108	0,07	8,60	1,71	0,19	0,12	59
« Segorbe »	55	0,11	7,94	1,94	0,29	0,23	39
« Hybride 315 »	30	0,00	8,36	1,63	0,23	0,26	28
Tardives à fertilité normale							
« Bollwiller »	61	0,06	8,65	2,31	—	—	98
« Longue d'Espagne »	74	0,05	9,14	1,82	—	—	90
« Morell »	85	0,02	9,00	1,98	—	—	98

10 : 12, conséquence de l'existence de tri- et d'univalents, enfin la présence occasionnelle de fragments en anaphase I pouvant résulter du blocage de terminalisation de certains bivalents.

Chez ces variétés, la fréquence des univalents vrais n'est pas très différente de celle qui est notée pour les variétés à fertilité normale (tabl. 1).

TABLEAU 2

Répartition des configurations observées chez les quatre variétés à fertilité réduite

Distribution of configurations studied on four low fertile varieties

Variétés	Nombre cellules analysées	Nombre cellules à 11 II	Nombre cellules à (III + I) contenant		Nombre cellules contenant 1 IV à disjonction	
			1 III en V	1 III en chaîne	alternée	adjacente
« Fertile de Coutard » N. 260 .	174	109	8	11	9	37
« Ronde du Piémont » N. 201 .	108	73	10	11	0	14
« Segorbe N. 130 »	55	27	7	9	2	10
« Hybride 315 »	30	15	3	4	2	6
Total	367	224	28	35	13	67
P. 100 par rapport au nombre total de cellules		61,00	7,60	9,50	3,50	18,25

La stérilité consécutive à l'existence de ces translocations à l'état hétérozygote est la conséquence des modalités de disjonction des différentes configurations formées par les deux paires chromosomiques impliquées.

S'il n'est pas possible, du fait de l'absence d'une différence de taille perceptible des chromosomes impliqués, de distinguer entre les disjonctions adjacentes 1 et 2, on peut cependant reconnaître les formes donnant des disjonctions soit alternées, soit adjacentes, ce qui permet de comparer les taux, calculé et observé, de stérilité. Si les centromères homologues passent au même pôle la disjonction est dite adjacente 2. Si ces mêmes centromères migrent à des pôles opposés il s'agit de disjonctions soit adjacente 1 soit alternée ; elle est alternée si nous trouvons à un pôle les deux chromosomes normaux et à l'autre les deux chromosomes remaniés.

L'ensemble des résultats doit être considéré comme homogène pour les quatre variétés, aussi le calcul portera-t-il sur l'ensemble des observations (cf. tabl. 2). Considérons successivement les trois catégories cellulaires rencontrées.

α) *Cellules à 11 II*.

Si l'on appelle A, A′ et B, B′ les centromères homologues et si l'on tient compte de la petite taille supposée des segments échangés, les paires formées seront très probablement de type AA′ et BB′ ; dans ce cas, le type de ségrégation sera AB/A′B′ ou AB′/A′B ce qui correspond aux ségrégations de type alterné ou adjacent 1 d'un anneau de quatre chromosomes. Nous devons donc attendre 50 p. 100 de gamètes viables et 50 p. 100 de gamètes inviables à partir de cette première catégorie cellulaire, soit (61 : 2) = 30,5 p. 100 pour chaque classe.

β) *Cellules contenant un (III + I).*

Dans ce cas la position aléatoire de l'univalent peut donner une disjonction 3 : 1 qui se produira dans 50 p. 100 des cas : nous pouvons considérer cette catégorie de gamètes anormaux comme inviables.

Par ailleurs, nous avons observé deux catégories de trivalents : en chaîne droite ou en V. La première catégorie donnera une disjonction adjacente, la deuxième une disjonction alternée, quand la répartition chromosomique sera symétrique 2 : 2.

Compte tenu de l'ensemble de ces faits, nous aurons :

(III en chaîne + I) : 100 p. 100 gamètes inviables.

(III en V + I) : { 50 p. 100 gamètes anormaux inviables.
50 p. 100 gamètes viables. }

γ) *Cellules contenant un IV.*

Il suffit ici de faire la part entre les disjonctions alternées et adjacentes probables des divers quadrivalents rencontrés.

Ainsi si nous considérons ces données et les chiffres du tableau 2, arrivons-nous au résultat suivant, pour l'ensemble des cellules :

— gamètes viables (30,5 + 3,80 + 3,50) = 37,80 ;

— gamètes inviables (30,5 + 3,80 + 9,50 + 18,25) = 62,05.

La fertilité ainsi calculée (37,80 p. 100) est compatible avec la fertilité mâle moyenne observée l'année même des études cytologiques par examen du pollen (soit 41,50 p. 100) pour l'ensemble des quatre variétés.

CONCLUSION

Les observations cytologiques réalisées permettent de confirmer le nombre chromosomique de $2n = 22$ pour l'espèce *avellana*.

Elles ont en outre permis de mettre en évidence, chez les autres variétés à fertilité pollinique réduite étudiées, l'existence d'une translocation à l'état hétérozygote.

La conservation de tels remaniements structuraux n'est pas surprenante chez des espèces multipliées végétativement depuis de nombreuses années. Si l'absence de marqueurs, actuellement, fait obstacle à toute étude génétique précise, il sera toutefois très intéressant d'étudier le comportement méiotique d'hybrides à fertilité réduite, obtenus par hybridation entre les variétés porteuse de translocation, afin de savoir si les mêmes chromosomes sont impliqués dans les remaniements observés chez les diverses variétés.

Reçu pour publication en février 1973.

SUMMARY

CYTOLOGICAL STUDY OF GENUS *CORYLUS*. AN HETEROZYGOTIC TRANSLOCATION IN SOME LOW MALE FERTILE VARIETIES OF HAZELNUT (*C. AVELLANA*)

Most of the cultivated hazelnuts belong to the species *avellana*, of the genus *Corylus*.

A cytological study made on pollen mother cells made it possible :

1° to confirm that this species has $2n = 22$ chromosomes ;

2° to point out that translocation heterozygosity exists in the low male fertility rate varieties studied.

The meiotic behaviour of those varieties is caracterized by the presence oi quadrivalents, as well as trivalents (table 1, pl. 1).

The analysis of the probable disjonctions of those multivalents, which may be adjacent or alternate (table 1) allows to calculate a theorical fertility rate, very close to the mean fertility rate observed in the four varieties on study.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BARBEAU G., 1972. *Contribution à l'étude de la biologie florale et certains aspects de la physiologie du Noisetier*. Mémoire de fin d'études pour l'obtention du diplôme d'Ingénieur agronome, Spécialisation Agronomie méditerranéenne (Montpellier).

BURNHAM C. R., 1956. Chromosomal interchanges in plants. *Bot. Rev.* **22**, 7, 420-51

DANIELSON Berta, 1946. Polyploïda Hassel-Typer. *Fören. Växtförädl. Frutträd*, Medd., **10**, 1-7.

DE POUCQUES Marie-Luce, 1950. Études caryologiques sur les Fagales. IV. Les genres *Castanea, Corylus, Fagus*. *Bull. Soc. Sci. Nancy*, **9**, 57-61.

WOODWORTH R. H., 1926. Cytological studies in the *Betulaceae*. II. *Corylus* and *Alnus*. *Bot. Gaz.*, **88**, 383-399.

PLANCHE I

Méiose chez les Noisetiers à fertilité pollinique réduite

PLATE I

Meiosis in some low male fertile hazelnuts

Photo 1 : variété « Fertile de Coutard » (N. 260)
1 IV en zigzag + 8 II (× 1 300)

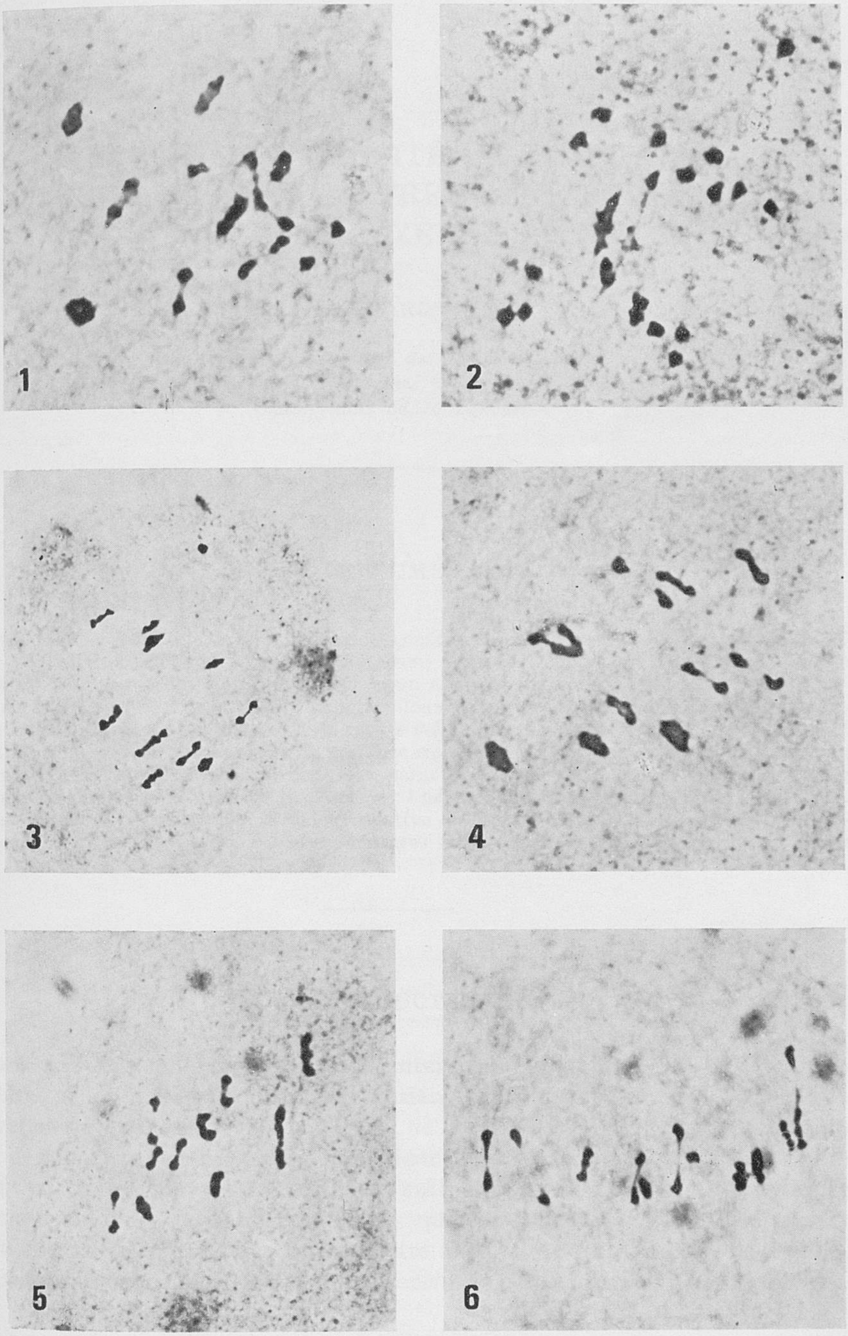
Photo 2 : variété « Fertile de Coutard » (N. 260)
2 II bloqués en anaphase (× 1 300)

Photo 3 : variété « Fertile de Coutard (N. 260)
1 I + 1 III en chaîne + 9 II (× 750)

Photo 4 : variété « Segorbe (N. 130)
9 II + 1 IV en V (× 1 300).

Photo 5 : variété « Segorbe » (N. 130)
9 II + 1 IV en chaîne (× 1 000)

Photo 6 : variété « Ronde de Piémont » (N. 201)
1 I + 1 III en chaîne + 9 II (× 1 000)



G. SALESSES

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (1), 67-76.

ACTION DE LA DENSITÉ DE PLANTATION SUR DES PARAMÈTRES GENÉTIQUES DE LA LUZERNE [1]

Catherine CHRISTOPHE

Station d'Amélioration des Arbres forestiers,
Centre national de Recherches forestières, I. N. R. A.,
Champenoux 54370 Einville

RÉSUMÉ

Sur 28 familles de demi-frères, les variances génétiques additives, intra et interfamilles ont été estimées pour deux caractères (hauteur et floraison) dans cinq conditions différentes de densité. Une analyse statistique des résultats a permis un ajustement linéaire entre les estimations de ces variances et le niveau de densité : pour les deux caractères, la variance génétique additive diminue quand la densité augmente ; il en est de même pour la variance intrafamille de la « floraison ». Pour la hauteur au contraire, la variance résiduelle (ou intrafamille) augmente en même temps que la densité. L'héritabilité des deux caractères diminue quand la densité augmente, ce qui pose un problème en matière de sélection : l'héritabilité intervenant dans le calcul du gain génétique, il faut prendre garde à la valeur relative de son estimation, les conditions de l'expérience devant être les mêmes que celles des cultures futures (sur lesquelles on pratiquera la sélection).

INTRODUCTION

Dans un programme d'amélioration, interviennent toujours des estimations de paramètres génétiques, principalement variance génétique additive et héritabilité. En sélection végétale, vu le rôle important de la densité de plantation, il serait intéressant de connaître son influence sur la valeur de ces estimations. Si celles-ci en effet n'étaient pas indépendantes des distances entre plantes, les résultats obtenus dans une situation donnée ne seraient valables que dans cette situation et n'auraient donc qu'une valeur relative. Le but de notre expérience est de mettre en évidence les relations qui pourraient exister entre densité et estimation des paramètres génétiques.

(1) Ce travail a fait l'objet d'un DEA au Laboratoire d'Amélioration des Plantes Université de Paris-Sud, 91405 Orsay.

LE DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL

L'étude a porté chez la Luzerne sur :

— un caractère lié à la vigueur : la hauteur,

— un caractère phénologique : l'âge de la plante à l'apparition d'une première fleur.

Les plants ont été semés en terrines sous tunnel et repiqués un mois après en pleine terre. Nous disposions de 28 familles isues de polycross (descendances maternelles), les individus d'une même famille étant considérés comme demi-frères (on néglige l'éventualité de pleins frères). Dans ce cas, l'héritabilité se calcule comme suit :

$$h^2 = \frac{4 \text{ cov HS}}{\sigma^2_P}$$

où cov HS = covariance entre demi-frères ;

σ^2_P = variance phénotypique totale.

Pour estimer h^2, nous nous sommes placée dans 5 conditions différentes de densité, de D_1 à D_5, où D_1 représente la plus forte densité (176 plants/m²) et D_5 la plus faible (23 plants/m²). Il faut noter que ce dispositif ne comporte pas de répétitions, les 28 individus d'une même famille à une densité donnée étant rassemblés. On verra plus loin que cette absence de répétitions n'influera pas sur la valeur des résultats. Les estimations ont été faites séparément pour chaque densité, puis on a comparé entre elles les 5 densités.

RÉSULTATS

A. — *Le caractère « âge à la floraison »*

Pour ce caractère, le modèle est déséquilibré puisque, après trois semaines de comptage, un nombre variable de plants par famille n'étaient toujours pas fleuris. Quand on a arrêté le comptage, la situation était la suivante :

— en D_5 : 100 p. 100 des pieds étaient fleuris ;

— en D_4 : 96 — —

— en D_3 : 100 — —

— en D_2 : 87 — —

— en D_1 : 75 — —

La presque totalité des 25 p. 100 restants en D_1 n'auraient pas fleuri dans l'année. Seuls quelques pieds portaient des boutons, mais non prêts à s'ouvrir.

Des histogrammes, (fig. 1) il ressort nettement que les variables ne sont pas distribuées normalement et ont des lois si différentes selon la densité qu'on ne pourra connaître les intervalles de confiance des quantités estimées : on doit se contenter de la valeur des estimations données dans le tableau 1 :

γ_A = cov HS = variance des effets génétiques additifs ;

γ_B = variance résiduelle = variance intrafamille ;

$\sum ri(X_{i.} - X_{..})^2$ = somme des carrés relative aux « effets » famille ;

$$h^2 = \text{héritabilité} = \frac{4\gamma_A}{\gamma_A + \gamma_B}.$$

Ces résultats confirment ce que montraient les histogrammes : à forte densité (D_1), la floraison est groupée dans les derniers jours et les variances, aussi bien intra- qu'interfamilles sont réduites.

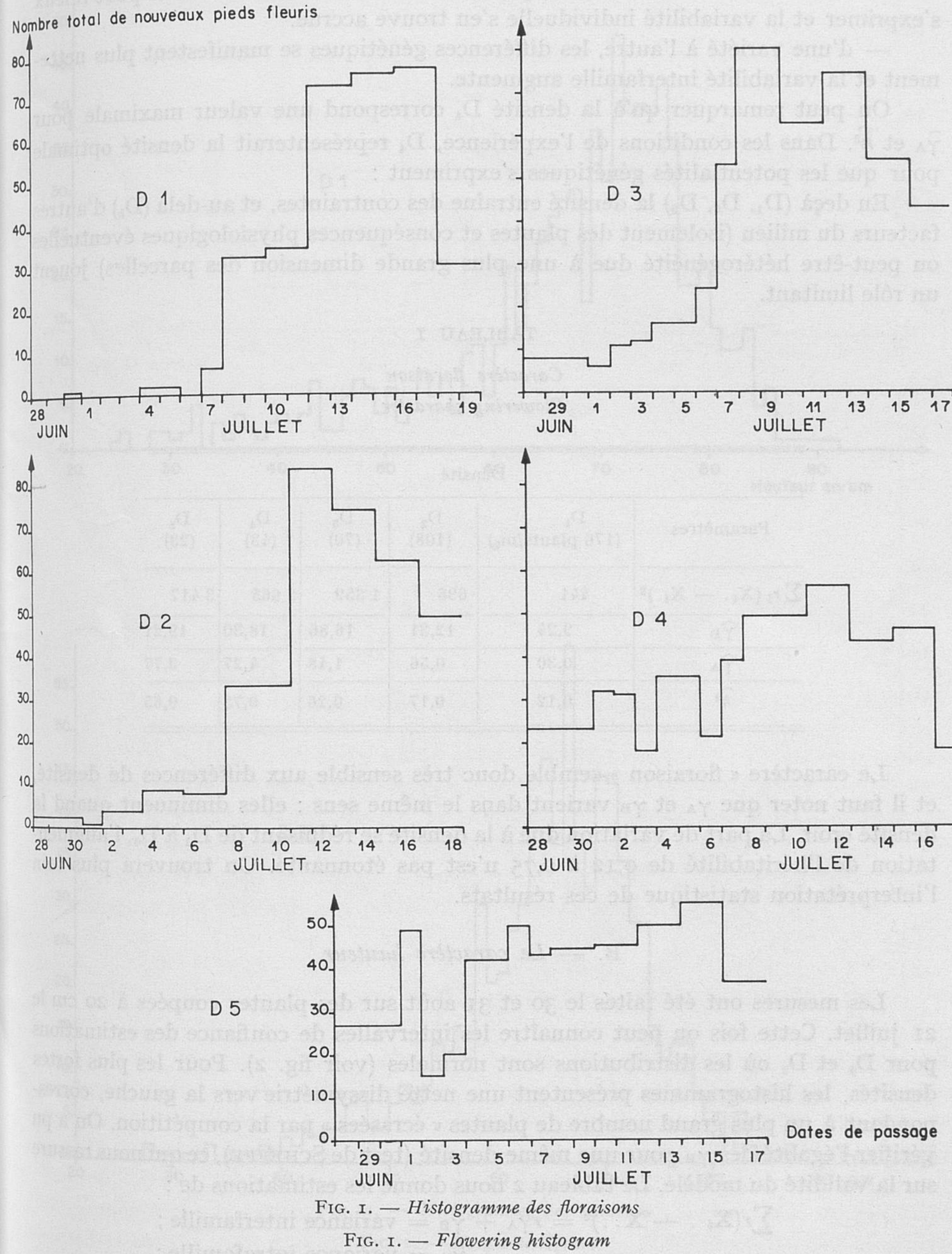


FIG. 1. — *Histogramme des floraisons*

FIG. 1. — *Flowering histogram*

En D_5 au contraire, où la floraison semble étalée pendant les 3 semaines, deux phénomènes interviennent :

— dans une même variété, chaque individu étant moins contraint peut mieux s'exprimer et la variabilité individuelle s'en trouve accrue.

— d'une variété à l'autre, les différences génétiques se manifestent plus nettement et la variabilité interfamille augmente.

On peut remarquer qu'à la densité D_4 correspond une valeur maximale pour $\widehat{\gamma}_A$ et $\widehat{h^2}$. Dans les conditions de l'expérience, D_4 représenterait la densité optimale pour que les potentialités génétiques s'expriment :

En deçà (D_1, D_2, D_3) la densité entraîne des contraintes, et au-delà (D_5) d'autres facteurs du milieu (isolement des plantes et conséquences physiologiques éventuelles ou peut-être hétérogénéité due à une plus grande dimension des parcelles) jouent un rôle limitant.

TABLEAU 1

Caractère floraison

Flowering character

Paramètres	Densité D_1 (176 plants/m_2)	D_2 (108)	D_3 (70)	D_4 (43)	D_5 (23)
$\sum r_i (X_i. - X_i.)^2$	441	696	1 359	3 665	3 417
$\widehat{\gamma}_B$	9,24	12,31	16,86	18,30	19,21
$\widehat{\gamma}_A$	0,30	0,56	1,18	4,27	3,77
$\widehat{h^2}$	0,12	0,17	0,26	0,75	0,65

Le caractère « floraison » semble donc très sensible aux différences de densité, et il faut noter que γ_A et γ_B varient dans le même sens : elles diminuent quand la densité croît. La part de variation due à la densité se réduisant de D_1 à D_4, l'augmentation de l'héritabilité de 0,12 à 0,75 n'est pas étonnante. On trouvera plus loin l'interprétation statistique de ces résultats.

B. — *Le caractère hauteur*

Les mesures ont été faites le 30 et 31 août sur des plantes coupées à 20 cm le 21 juillet. Cette fois on peut connaître les intervalles de confiance des estimations pour D_4 et D_5 où les distributions sont normales (voir fig. 2). Pour les plus fortes densités, les histogrammes présentent une nette dissymétrie vers la gauche, correspondant à un plus grand nombre de plantes « écrasées » par la compétition. On a pu vérifier l'égalité des γ_B pour une même densité (test de SCHEFFE), ce qui nous rassure sur la validité du modèle. Le tableau 2 nous donne les estimations de :

$$\sum r(X_i . - X..)^2 = r\gamma_A + \gamma_B = \text{variance interfamille ;}$$

$$\gamma_B = \text{variance intrafamille ;}$$

$$\gamma_A = \text{variance additive ;}$$

$$h^2 = \text{héritabilité.}$$

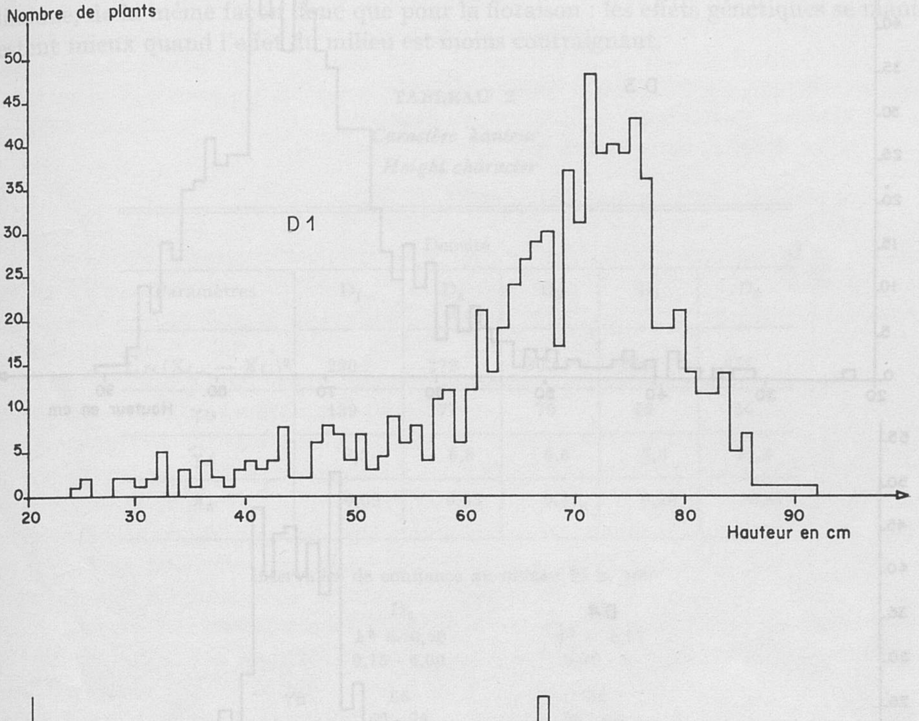


FIG. 2. — *Histogramme des hauteurs*

FIG. 2. — *Height histogram*

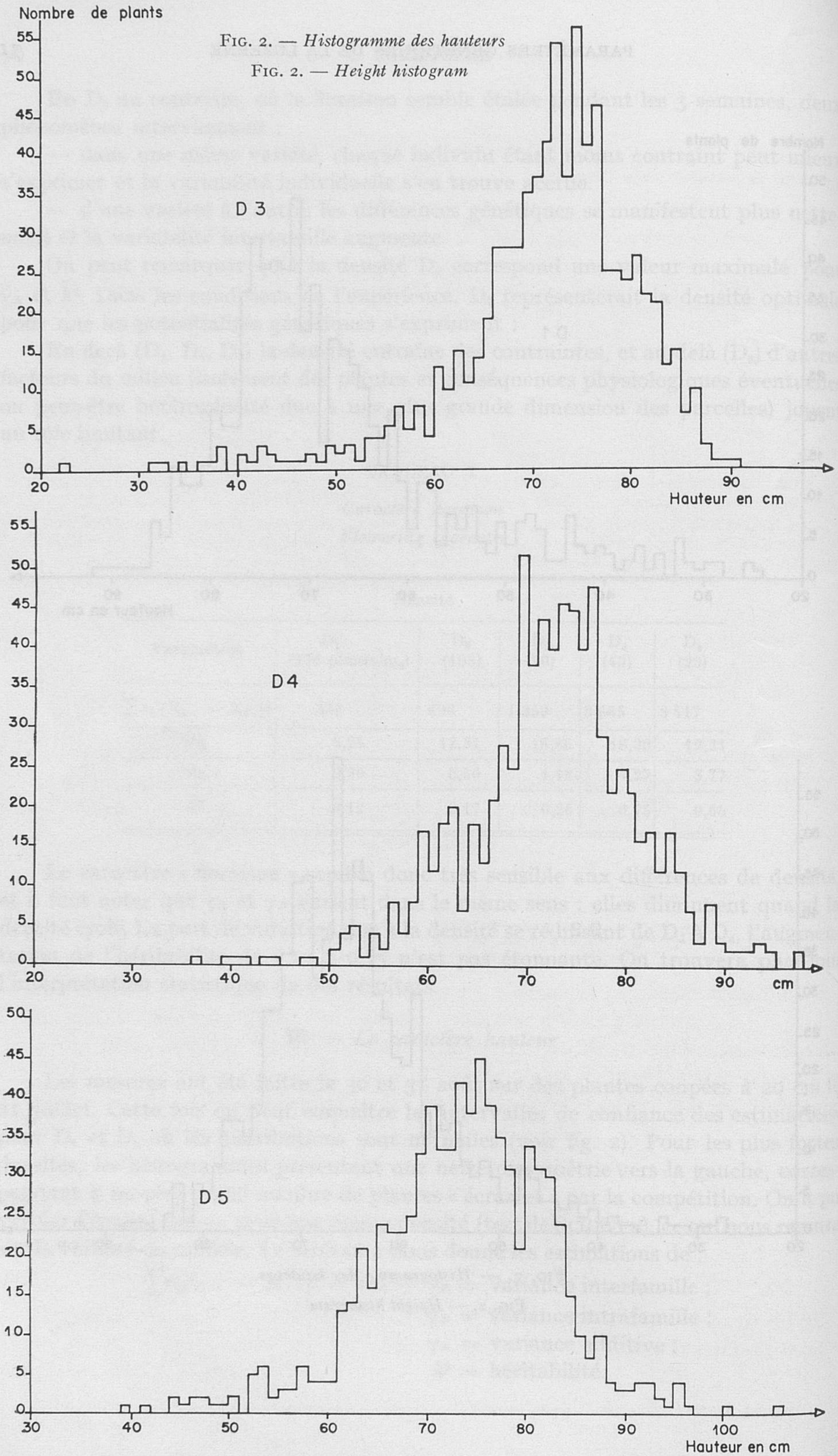


FIG. 2. — *Histogramme des hauteurs*

FIG. 2. — *Height histogram*

D'après le tableau on peut faire tout de suite quelques remarques :

— Les variances interfamille et génétique additive *augmentent* quand la densité diminue, de la même façon donc que pour la floraison : les effets génétiques se manifestent mieux quand l'effet du milieu est moins contraignant.

TABLEAU 2

Caractère hauteur

Height character

Paramètres	Densité D$_1$	D$_2$	D$_3$	D$_4$	D$_5$
$\sum r_i (X_{i.} - X_{..})^2$	230	279	303	306	371
$\widehat{\gamma}_B$	139	77	79	66	56
$\widehat{\gamma}_A$	3,3	6,8	6,6	7,3	11,3
$\widehat{h}_2$	0,09	0,33	0,31	0,40	0,67

Intervalles de confiance au niveau 95 p. 100

	D$_4$	D$_5$
	$h^2 = 0{,}40$	$\widehat{h}^2 = 0{,}67$
	0,15 - 0,60	0,40 - 1
γ_B	66	56
	60 - 74	50 - 62

— Mais au contraire de ce qu'on avait pour la floraison, la variance résiduelle *diminue* en même temps que la densité : élevée en D$_1$ (asymétrie de la courbe vers les faibles hauteurs, expliquée par la présence de déchets dus à la compétition), elle diminue légèrement, ainsi que l'asymétrie, de D$_2$ à D$_5$. La moyenne générale étant à peu près égale pour les 5 densités, on retrouve ici « l'indifférence » du caractère hauteur aux effets de compétition. (Y. DEMARLY *et al.*, 1964).

ANALYSE DES RÉSULTATS

On peut d'abord noter un fait intéressant en ce qui concerne l'absence de répétitions : la variance résiduelle comprend d'une part les « effets » de densité et d'autre part, à faible densité surtout, un éventuel effet milieu qui serait dû à une hétérogénéité des plus grandes surfaces (36 m^2 pour D$_5$ contre 5 m^2 pour D$_1$). Or, pour la hauteur, on a vu que γ_B diminuait régulièrement de D$_1$ à D$_5$, il n'y a donc pas d'effet supplémentaire augmentant γ_B en D$_5$, ce qui montre *a posteriori* que ce dispositif sans répétitions, peut être interprété sans restrictions, l'hétérogénéité due au milieu étant d'un ordre très inférieur à celle due à la compétition puisqu'elle n'est pas décelable.

Étant donné l'aspect général des variations de γ_B et γ_A avec la densité (augmentation ou diminution régulière), il a paru logique de tester l'hypothèse d'un modèle linéaire de la forme :

$$E(X_i) = \alpha + \beta d_i$$

où $X_i = \log \gamma i$, γ représentant successivement :

γ_A hauteur, γ_B hauteur, γ_A floraison, γ_B floraison.

i, indice densité, varie de 1 à 5.

Les résultats sont représentés figure 3.

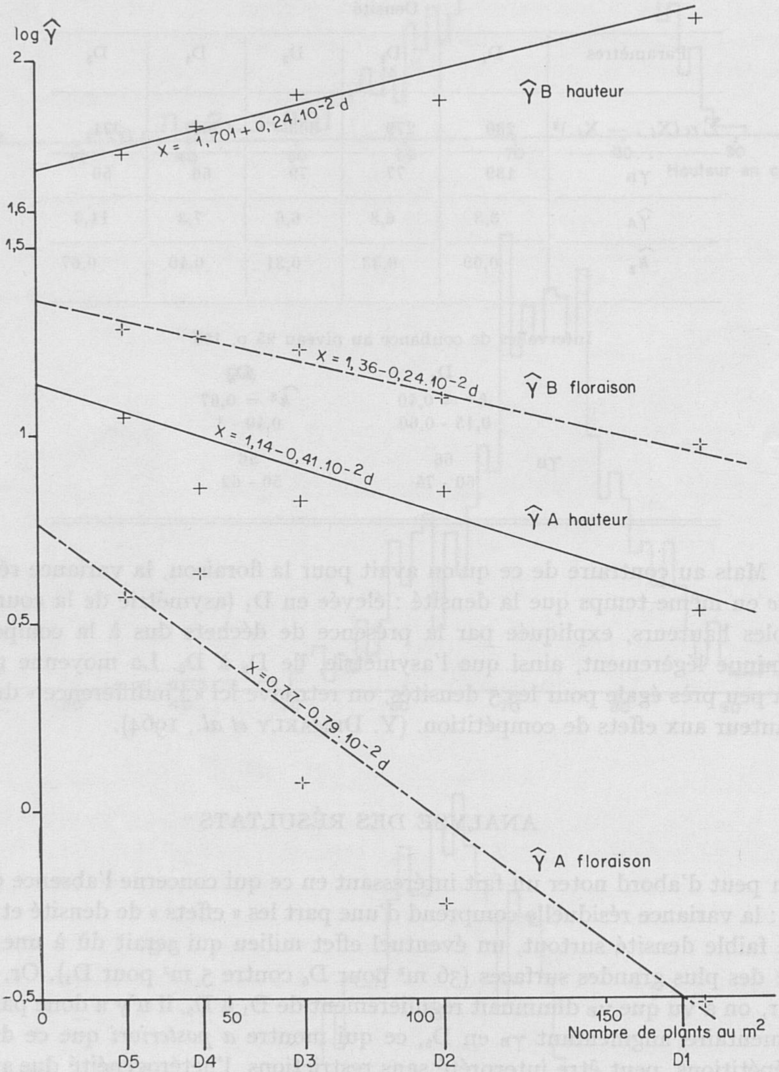


FIG. 3. — *Ajustements linéaires*

FIG. 3. — *Linear adjustments*

Dans tous les cas (γ_A et γ_B pour la floraison d'une part, pour la hauteur d'autre part), on est amené à rejeter l'hypothèse d'un β nul (au niveau de 0,05) : on peut donc conclure à l'action de la densité sur les estimations des variances résiduelles et génétiques additives. De plus, on a testé, pour la hauteur, dans le cas des variances γ_A (génétique additive) et γ_B (intrafamille), la validité de ce modèle linéaire : dans les deux cas, le F obtenu est inférieur à la valeur du F théorique, l'ajustement linéaire est donc correct.

CONCLUSION

Cette étude a permis de mettre en évidence un effet de la distance entre plantes sur les estimations des variances génétiques additives et sur l'héritabilité qui est quasi nulle à forte densité et égale à 0,67 pour la hauteur et 0,75 pour la floraison, à faible densité.

Ces résultats posent le problème de la relativité des valeurs des estimations des paramètres dans les programmes de sélection.

On pourrait objecter que la gamme des densités est ici assez étendue ($D_1 = D_5 \times 7,6$) et que pratiquement on ne trouve peut-être jamais une telle amplitude. Or, ne serait-ce qu'en génétique forestière, la densité passe de 2 m × 1 m à la plantation (densité élevée qui permet une plus grande intensité de sélection) à 4 m × 4 m après les premières éclaircies génétiques (le calcul des paramètres génétiques se faisant avant chaque éclaircie), elle est donc multipliée par 8.

De même chez les plantes fourragères, si on sème 20 kg/ha, soit 1 000 graines/m², on obtient 500 à 800 plants à la levée, qui deviendront souvent 100 plants/m² au bout de 3 ans.

A la fin de cette étude, il est également important de noter le résultat suivant : pour les deux caractères observés ici, la densité agit dans le même sens sur les paramètres génétiques, mais dans des sens différents sur la variance résiduelle. Chaque caractère réagit donc différemment aux contraintes imposées par la densité, et ceci devra sûrement être pris en considération dans les études de compétition.

Reçu pour publication en mai 1973.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier MM. Y. Demarly et G. Lefort de l'aide qu'ils m'ont apportée dans ce travail, ainsi que M. P. Guy pour avoir bien voulu me procurer le matériel végétal.

SUMMARY

EFFECT OF PLANT DENSITY ON LUCERNE GENETIC PARAMETERS

Intra- and interfamily additive genetic variances were estimated for two characters (height and flowering) on 28 half-sib families in five different density conditions.

A linear adjustement was obtained between estimates of those variances and the density level : for the two characters as well as for intrafamily variance for flowering, the additive genetic

variances decrease as density increases. For height, on the contrary, residual (or intrafamily) variance increases with density. Heritability for the two characters decreases when density increases which raises a problem in breeding : heritability being included in the calculation of genetic gain, one should be careful that its estimation is only relative, experimental conditions having to be the same as the growing conditions in agricultural practice (under which the further generations will be bred).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CHALBI N., 1969. *Contribution à l'étude des phénomènes d'interactions biologiques entre génotypes en association et leur interprétation biométrique.* Thèse Fac. Sci., Paris.

DEMARLY Y., GUY P., CHESNEAUX M.-T., 1964. Analyses préliminaires de la compétition chez la Luzerne. *Ann. Amélior. Plantes* **14**, 2, 131-155.

GUY P., 1964. Compte-rendu d'une expérience préliminaire sur la croissance et le développement des Luzernes. *Ann. Amélior. Plantes*, **14**, 4, 383-417.

LEFORT G., 1971. *Cours de statistique à l'I. N. A.* 2 vol. 300 p.

NGUYEN VAN J., 1969. Structures, sensibilités et modalités d'action des caractères d'agressivité. *Ann. Amélior. Plantes*, **19**, 4, 391-403.

SCHEFFE H., 1959. *The Analysis of Variance*, John Wiley, New York. 477 p.

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (1), 77-81.

UTILISATION DE RAYONS IONISANTS DANS L'AMÉLIORATION DU HARICOT (*PHASEOLUS VULGARIS* L.) (1)

A. SARAFI

Département d'Amélioration des Plantes de l'Université de Téhéran
Karadj (Iran)

RÉSUMÉ

De 1967 à 1970, nous avons réalisé différentes études sur les graines de 4 variétés de haricots, irradiées par les rayons gamma et par les neutrons. Ces recherches nous ont permis d'obtenir des mutants M_3, ayant une productivité plus élevée que celle des plantes témoins.

En 1971, nous avons comparé 6 mutants, choisis dans deux variétés comme les plus productives, avec les témoins, sur la base du taux de protéine et de la grosseur des graines.

Les résultats obtenus sont les suivants :

— Parmi les mutants des deux variétés, certains ont un taux de protéine plus élevé ou inférieur, et des graines plus grosses par rapport à leurs témoins ; le meilleur mutant a des graines 12,8 p. 100 plus grosses et 14,8 p. 100 plus riches en protéines que celles de la variété témoin.

— Il existe une corrélation positive et significative ($r = 0{,}703$) entre le pourcentage de protéine et la grosseur des graines des mutants.

INTRODUCTION

Les caractères d'une plante peuvent être modifiés par l'utilisation de rayons ionisants. Ainsi, l'effet de ces agents mutagènes sur le haricot a fait l'objet de nombreuses recherches, parmi lesquelles on peut mentionner les suivantes :

TEDORADZE (1965), par l'utilisation de rayons gamma sur trois variétés de haricots, avec des doses de 5 à 30 000 rads, a pu créer des lignées nouvelles, présentant des caractères meilleurs par rapport aux plantes témoins au point de vue : qualité des grains, précocité, résistance aux bactéries. Certains mutants obtenus

(1) Recherche effectuée dans le département Agronomie de l'Université de Toulouse (France) et poursuivie à la Faculté d'Agronomie de l'Université de Téhéran (Iran).

étaient de 8 à 10 jours plus précoces que les plantes témoins et avaient une production en graines de 20 à 30 p. 100 supérieure.

PROANO et GREENE (1968), par l'utilisation de rayons gamma sur le Haricot ont obtenu des mutants plus courts que les témoins.

PRIADCENCU (1961), a irradié des graines de Haricot avec des neutrons. Il a trouvé des mutants qui sont plus nains ou plus vigoureux, plus précoces ou plus tardifs que les plantes non irradiées et certains présentent une augmentation de la productivité et une amélioration du taux de protéines des graines.

MOH et ALAN (1964), signalent que pour l'irradiation des grains de Haricot, les meilleures doses de rayons gamma se situent entre 5 et 12 000 rads. Ces mêmes auteurs (1965) ont isolé, chez la variété « Mexico 80 R » des mutants nains, après irradiation des graines avec des rayons gamma.

SARAFI (1969, 1970) a obtenu les résultats suivants par l'utilisation de rayons gamma et de neutrons au cours d'une étude sur leur effet pour l'amélioration de 4 variétés de haricots, d'origines diverses, présentant des caractères agronomiques différents :

1° Les meilleures doses d'irradiation pour les rayons gamma se situent de 5 à 9 000 rads et de 5 à 15 000 rads pour les rayons neutrons.

2° L'énergie germinative décroît avec les doses de traitement croissantes.

3° L'irradiation n'a aucun effet sur la faculté germinative des graines de Haricot, dans la limite de 5 à 50 000 rads gamma et neutrons

4° Les longueurs de l'épicotyle, de l'hypocotyle et de la racine diminuent avec l'intensité du rayonnement.

5° La productivité en grains secs décroît chez l'ensemble des plantes M_1.

6° Les principaux facteurs du rendement des plantes varient de façon indépendante chez les lignées M_2. Ceci a permis de retenir un certain nombre de plantes particulièrement intéressantes.

La présente étude a pour but de déterminer la grosseur des graines et le taux de protéines chez 6 lignées M_3, sélectionnées d'après leurs caractères agronomiques intéressants, chez deux variétés parmi les 4 utilisées dans la recherche ci-dessus présentée.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les variétés utilisées pour cette recherche sont les suivantes : la lignée iranienne « Naz », obtenue par sélection d'une population originaire d'Esfahan (SARAFI, 1966) et une variété américaine « Pinto III ». Les lignées utilisées sont pures. L'irradiation a été faite par une source de cobalt 60 pour les rayons gamma et de neutrons rapides. Pour chaque variété, nous avons irradié 400 graines pour chaque dose d'irradiation. Nous avons planté toutes les graines irradiées et obtenu les plantes M_1, les graines de chacune d'entre elles étant plantées sur une ligne et donnant les plantes M_2. Puis, nous avons choisi 10 p. 100 des lignes M_2 et dans chaque ligne sélectionnée, 3 plantes. Leurs graines sont plantées. Nous avons obtenu ainsi environ 40 familles M_3. Parmi elles, en 1970, afin d'effectuer cette étude, nous avons sélectionné 3 lignes (sous-familles) productives pour chaque variété, qui différaient de leur témoin sur la base des caractères morphologiques (tabl. 1). Pour chaque lignée M_3, ainsi que pour les témoins, nous avons choisi au hasard 5 plantes. L'étude de la variation de la grosseur des graines et du pourcentage de protéines a été faite suivant un dispositif complètement au hasard.

Deux échantillons de 10 graines pour chaque plante sont prélevés pour mesurer le pour-

centage de protéines, par la méthode de U. D. Y. (Amirshahi, Tavakoli, 1970). La moyenne de ces deux échantillons nous sert dans l'établissement de statistiques. Pour chaque plante, la grosseur des graines est évaluée d'après le poids de l'ensemble de ses graines.

TABLEAU 1

Origine des mutants M_3

Origin of mutants M_3

« Pinto III »	Dose	10 000 rads de neutrons	5 000 rads gamma	5 000 rads de neutrons
	Nom du mutant	M_3-I-Pi-1 ON	M_3-2-Pi-5 γ	M_3-3-Pi-15 N
« Naz »	Dose	15 000 rads de neutrons	15 000 rads de neutrons	10 000 rads de neutrons
	Nom du mutant	M_3-1-Na-15 N	M_3-2-Na-15 N	M_3-3-Na-10 N

RÉSULTATS

Les résultats obtenus sont portés dans les tableaux 2 et 3.

TABLEAU 2

Analyse de la variation de la grosseur des graines et du taux de protéines chez les variétés témoins et les lignées M_3

Analyse of the variation of the weight of seeds and the percentage of proteins in the reference varieties and in lines M_3

Caractères	Source de la variation	Degrés de liberté	Carrés moyens « Pinto III »	Carrés moyens « Naz »	F « Pinto III »	F « Naz »
Poids de 100 graines (g)	Total	19	15,31	8,12		
	Mutant	3	45,50	23,84	4,71*	4,60**
	Erreur d'expérience	16	9,65	5,17		
Taux de protéines	Total	19	3,05	2,78		
	Mutant	3	13,11	7,88	11,25*	4,32**
	Erreur d'expérience	16	1,16	1,82		

* Significatif au seuil de 5 p. 100.
** Significatif au seuil de 1 p. 100.

TABLEAU 3

Comparaison de la grosseur des graines et du taux de protéines des mutants M_3 et des variétés témoins

Comparison of the weight of seeds and the percentage of proteins in mutants M_3 and in reference varieties

Mutant	Poids de 100 graines (g)	Taux de protéines
« Pinto III »	35,32	22,76
M3-1-Pi-1 ON............	39,85*	25,88**
M3-2-Pi-5 γ	32,70	23,23
M3-3-Pi-15N	37,16	25,68**
	p.p.d.s. 5 % = 4,17	p.p.d.s. 1 % = 1,98
« Naz »	28,28	22,09
M3-1-Na-15 N	28,07	23,94*
M3-2-Na-15 N	26,24	20,28*
M3-3-Na-10 N	31,50*	23,40
	p.p.d.s. 5 % = 3,05	p.p.d.s. 5 % = 1,80

* Différence par rapport au témoin significative au seuil de 5 p. 100.
** Différence par rapport au témoin significative au seuil de 1 p. 100.

D'après ces tableaux, nous pouvons tirer les conclusions suivantes :

1° Les calculs se rapportant à la variation des 2 caractères étudiés montrent que les différences entre les mutants et les témoins sont significatives au seuil de 1 p. 100 (tabl. 2);

2° en ce qui concerne la grosseur des graines, pour les deux variétés, les différences entre certains mutants et leur témoin sont significatives (tabl. 3) ;

3° si nous considérons le taux de protéines, les différences entre les variétés témoins et les mutants sont significatives ; le pourcentage est supérieur ou inférieur par rapport à celui des témoins (tabl. 3).

D'après les calculs effectués à partir de toutes les données numériques portant sur la grosseur des graines et le taux de protéines de toutes les plantes M_3 et leur témoin, utilisées dans cette étude, une corrélation significative et positive ($r = 0{,}703$) a pu être établie entre la grosseur des graines et le taux de protéines.

Il en résulte que certains mutants à grosses graines ont un pourcentage élevé de protéines. Le meilleur mutant est le n° 1 de la variété « Pinto III » (M_3-I-Pi-I ON), obtenu par une irradiation de 10 000 rads de neutrons.

Dans des conditions identiques, ce mutant a des graines 12,8 p. 100 plus grosses, soit 4,53 grammes pour 100 graines, et 14,8 p. 100 plus riches en protéines, soit une différence de 3,11, que celles de la variété témoin.

Reçu pour publication en mai 1973.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier M. Diehl, professeur de l'Université de Toulouse, de m'avoir permis de réaliser ce travail et de m'avoir conseillé tout au long de cette étude.

SUMMARY

USE OF IONIZING RADIATIONS FOR BREEDING OF BEAN

(*PHASEOLUS VULGARIS* L.)

Seeds of 4 various varieties of beans irradiated with gamma and neutronic rays were studied from 1967 to 1970. The irradiated varieties yielded M_3 mutants of higher productivity, when compared with non irradiated varieties. Six mutants of 2 varieties of high productivity were compared with checks for the percentage of protein and the weight of seeds. The following results were obtained from this study :

— some mutants of these 2 varieties have a higher or lower percentage of protein and bigger seeds as compared with check ; the best mutant has seeds 12.8 bigger and 14. 8 p. 100 more rich in protein as compared with check ;

— there was a positive and significant correlation ($r = 0{,}703$) between the percentage of protein and the weight of seeds of mutants and checks.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Amirshahi M. C., Tavakoli M., 1970. Protein content of different varieties of five species of pulse crops. *Improving plant proteins by nuclear techniques*, I. A. E. A. , F. A. O., Vienna, 331-335.

Moh C. C., Alan J. J., 1964. Beans mutant induced by ionizing radiation dwarf mutant. *Turrialba Costa Rica*, **14** (2), 82-84.

Moh C. C., Alan J. J., 1965. Bean mutant induced by ionizing radiation. *Turrialba Costa Rica*, **15** (3), 199-201.

Priadcencu A. *et al.*, 1961. Applications des radiations ionisantes à l'amélioration des haricots (roum. fr.). *An. Inst. Cerc. Agron. Bucuresti*, **28**, 61-67.

Proano V. A., Greene C. L., 1968. Endogeneous gibberellins of a radiation induced single gene dwarf mutant of bean. *Plant Physiol.*, U. S. A., **43**, (4), 613-618.

Sarafi A., 1966. Beans varietal improvement. *Prog. report Regional Pulse Improvement Project.* Vanschaik P. H., **3**, 33-39.

Sarafi A., 1969. *Les Facteurs de la production chez le haricot.* E. N. S. A. de Toulouse, Thèse de diplome d'Études approfondies, 20-27.

Sarafi A., 1970. *Contribution à l'étude de quelques facteurs de la production chez le haricot.* E. N. S. A. de Toulouse, Thèse de Docteur de Spécialité, **997**, 8-23.

Tedoradze S. G., 1965. The utilization of bean and soja radio-mutants in breeding works (Russian). *Genetika*, (1), 185-191.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire;* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs,* précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; *le nom de l'établissement,* dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :
a) *résumé* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé,* en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats,* à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion* et *conclusion* ; f) *titre et résumé* en anglais ou destiné à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborations, les fonds, les dons... ; h) *références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet.* Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.), l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals,* ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume, la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit *à l'état définitif* soit *à l'état de projets,* leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des Annales est : 12,5 × 19 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité des tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. le Chef du Département d'Amélioration des Plantes, Centre national de Recherches agronomiques, 78000 Versailles France. On demande deux exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

Le Directeur de la publication : M.-L. CAGNAC

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 10-1973

Dépôt légal : 4e trimestre 1973. N° d'impression : 1388.

annales de l'amélioration des plantes

Trimestriel

1973

Vol. 23 . N° 2

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (2), 83-95.

OBTENTION DE CLONES GÉNÉTIQUEMENT HOMOGÈNES DANS TOUTES LEURS COUCHES ONTOGÉNIQUES A PARTIR D'UNE CHIMÈRE D'ŒILLET AMÉRICAIN

P. DOMMERGUES et J. GILLOT [1]

avec la collaboration technique de MM. BODERGAT et BRUNEAU

Station d'Amélioration des Plantes
Centre de Recherches, I. N. R. A.,
B. V. 1540, 21034 Dijon Cedex

RÉSUMÉ

Pour obtenir à partir d'une chimère d'œillet américain, des clones génétiquement homogènes dans toutes leurs couches ontogéniques, on a cherché à induire *in vitro* et *in vivo*, la néoformation de bourgeons. L'expérience a montré que peu de bourgeons se formaient à partir de couches profondes de la chimère, tandis que beaucoup d'entre eux avaient pour origine uniquement la couche épidermique de celle-ci.

INTRODUCTION

Certains clones d'œillet américain sont des chimères périclines ectodermiques [2] apparues par mutation spontanée. Leur stabilité structurale est généralement satisfaisante ; toutefois, à l'occasion d'accidents ontogéniques, la géométrie d'une chimère peut se modifier, entraînant dans l'épiderme l'expression du génotype des tissus profonds.

Pour éliminer ce défaut, il faudrait généraliser à toutes les couches ontogéniques d'un clone, le génotype de la couche épidermique d'une ectochimère. Cette structure serait également avantageuse pour le généticien. En effet, elle lui permettrait d'obtenir des gamètes à partir d'un tel génotype.

(1) GILLOT J., Ingénieur de l'Euratom, Service de Biologie, Direction Générale des Affaires Industrielles, Technologiques et Scientifiques.
(2) ou épidermiques.

Le but de cette note est de préciser les conditions dans lesquelles on peut obtenir des clones « isomutants », c'est-à-dire des clones génétiquement homogènes dans toutes leurs couches ontogéniques, à partir des différents génotypes qui constituent une chimère (1).

En se référant aux travaux de SAGAWA et MEHLQUIST sur œillet américain, il est possible, à l'aide des rayonnements ionisants, d'isoler des clones isomutants issus de la couche profonde d'une chimère. Cette méthode présente cependant un inconvénient car les rayonnements ionisants sont mutagènes.

Pour atteindre l'objectif recherché, on a donc préféré l'induction de bourgeons de néoformation soit *in vivo*, soit *in vitro*. En effet, la culture *in vitro* de chimères chlorophylliennes de tabac a prouvé que des bourgeons néoformés, génétiquement homogènes, pouvaient se développer à partir du corpus ou de chacune des deux assises tunicales (DULIEU, 1967).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La variété utilisée est l'œillet américain « White Sim ». Cette variété est une chimère épidermique issue, par mutation somatique, de la variété « William Sim ». Tandis que cette dernière est rouge et génétiquement homogène dans toutes ses couches ontogéniques, la variété « White Sim » doit sa couleur blanche à sa seule couche épidermique car les tissus profonds de ce clone ont le même génotype que « William Sim ».

L'induction *in vivo* de néoformations a été réalisée à partir de jeunes boutures de « White Sim ». Ces boutures possédaient une seule tige en pleine croissance qui a été coupée à 10 ou 15 cm au-dessus du sol. Sur la section, un des quatre traitements suivants a été appliqué :

— un talc à 1 p. 100 d'acide β-indol-butyrique (AIB) ;
— une solution aqueuse d'acide indol-3-acétique à 10^{-3} (AIA) (2) ;
— une solution aqueuse d'acide indol-3-acétique à 10^{-3} et de kinétine à 10^{-7} ;
— de l'eau distillée ; ce traitement sert de témoin.

Dans le premier cas, la poudre a été posée directement sur la coupe fraîche. Dans les trois autres cas, du coton hydrophile imbibé avec 0,5 cc de solution a été placé sur la coupe fraîche. Pour éviter une évaporation trop rapide, les plantes étaient maintenues en serre, la tige munie du coton était coiffée d'un tube.

Dans ces conditions expérimentales, des bourgeons néoformés sont apparus au niveau de la section de la tige et à l'aisselle des feuilles sous-jacentes (fig. 1).

Quand les bourgeons atteignaient environ 5 cm de longueur, ils étaient prélevés, trempés dans un produit rhizogène, puis bouturés dans un mélange tourbe-gravier.

In vitro, des bourgeons de néoformation ont été obtenus sur des cals ayant pour origine soit des apex, soit des zones sous apicales (MOREL et MARTIN, 1952). Le matériel de départ a été prélevé début mars sur des œillets de serre en plein développement végétatif.

Comme milieu de culture, on a utilisé un milieu de base (3) complété en kinétine et en AIA selon les indications du tableau 1.

Dans cet essai, les meilleurs résultats ont été obtenus avec la 2e variante (1 mg/l d'AIA et 0,01 mg/l de kinétine) aussi bien à partir des apex que des régions sous-apicales.

(1) Rapport d'activité (1964-1967).

(2) Cette forte concentration était justifiée par l'instabilité de l'AIA dans les conditions d'emploi. En effet, sa mise en solution était réalisée à l'eau bouillante et la solution une fois appliquée restait à la lumière.

(3) Macro et microéléments de MURASHIGE et SKOOG (1962) :

EDTA-Fe	37×10^{-6}M	inositol	100 mg/l
pantothenate de Ca......	1 mg/l	biotine	0,01 mg/l
acide nicotinique	—	glutamine	200 mg/l
pyridoxine Hcl...........	—	sucre	30 g/l
thiamine Hcl	—	agar	6 g/l

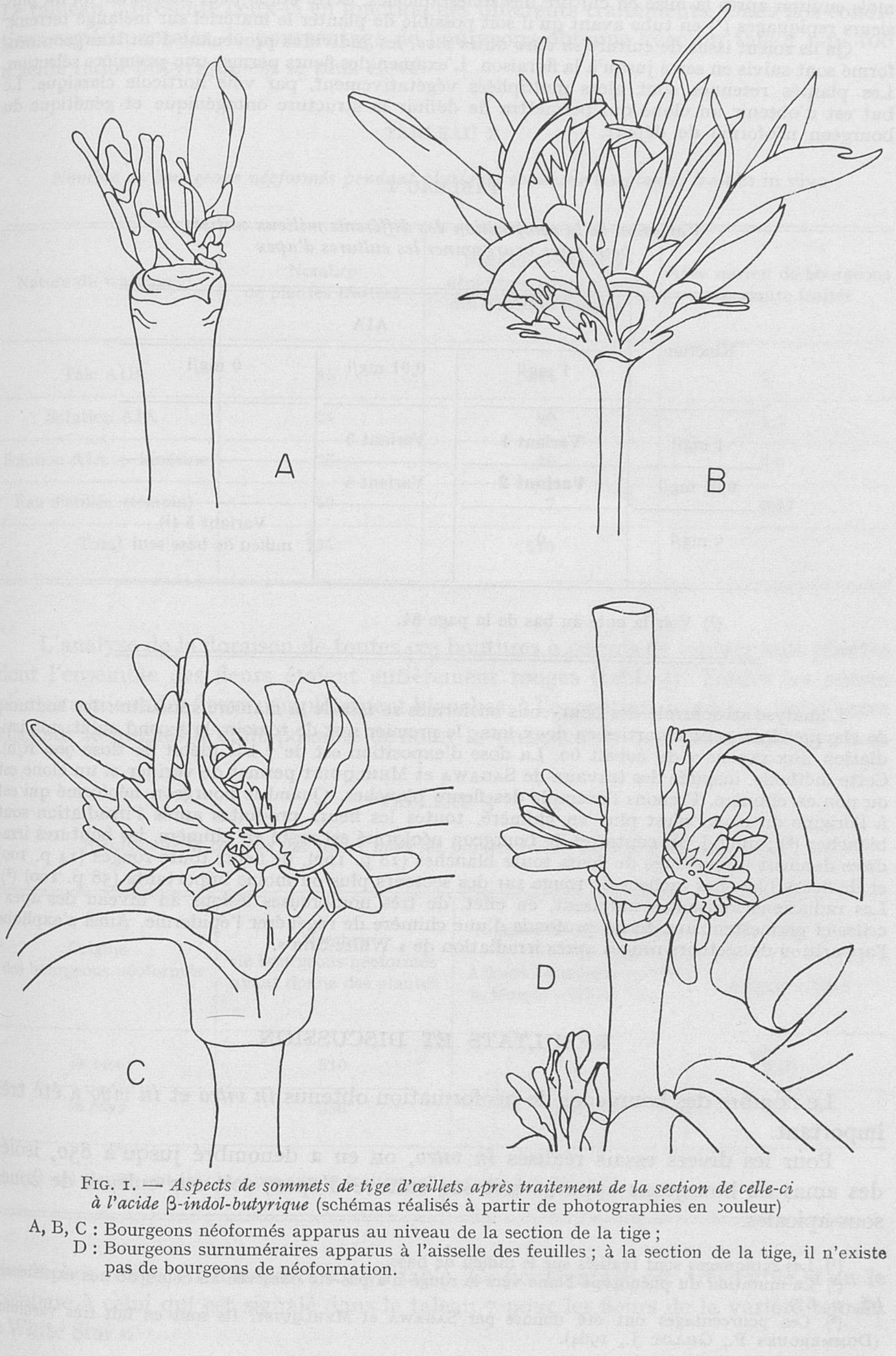


FIG. 1. — *Aspects de sommets de tige d'œillets après traitement de la section de celle-ci à l'acide β-indol-butyrique* (schémas réalisés à partir de photographies en couleur)

A, B, C : Bourgeons néoformés apparus au niveau de la section de la tige ;

D : Bourgeons surnuméraires apparus à l'aisselle des feuilles ; à la section de la tige, il n'existe pas de bourgeons de néoformation.

L'isolement des bourgeons ou des amas de bourgeons, néoformés *in vitro*, commence deux mois environ après la mise en culture des zones apicales. Cette étape peut nécessiter un ou plusieurs repiquages ([1]) en tube avant qu'il soit possible de planter le matériel sur mélange terreux.

Qu'ils soient issus de culture *in vitro* ou *in vivo*, les individus provenant d'un bourgeon néoformé sont suivis en serre jusqu'à la floraison. L'examen des fleurs permet une première sélection. Les plantes retenues sont alors multipliées végétativement, par voie horticole classique. Le but est d'obtenir un clone qui permettra de définir la structure ontogénique et génétique du bourgeon néoformé de départ.

TABLEAU I

Variation de la composition des différents milieux utilisés pour faire bourgeonner les cultures d'apex

Kinétine	AIA 1 mg/l	AIA 0,01 mg/l	AIA 0 mg/l
1 mg/l	Variant 1	Variant 3	
0,01 mg/l	**Variant 2**	Variant 4	
0 mg/l	0		Variant 5 ([1]) milieu de base seul

([1]) Voir la note au bas de la page 84.

L'analyse structurale des bourgeons néoformés se fait de la manière suivante : les boutures de chaque clone sont réparties en deux lots ; le premier sert de témoin, le second subit une irridiation aux rayons γ du cobalt 60. La dose d'exposition est de 7 kR (débit de dose 900 R/h). Cette méthode, inspirée des travaux de Sagawa et Mehlquist permet de vérifier si un clone est ou non en chimère. Prenons l'exemple des fleurs blanches. Quand le bourgeon néoformé qui est à l'origine du clone n'est plus en chimère, toutes les fleurs produites après l'irradiation sont blanches ([2]) ; quand, au contraire, le bourgeon néoformé est resté en chimère, les boutures irradiées donnent un mélange de fleurs toute blanches (28 p. 100), de fleurs toute rouges (14 p. 100) et de fleurs blanches tachées de rouge sur des secteurs plus ou moins importants (58 p. 100) ([3]). Les radiations ionisantes induisent, en effet, de très nombreuses lésions au niveau des apex; celles-ci permettent aux tissus profonds d'une chimère de régénérer l'épiderme. Ainsi s'explique l'apparition de secteurs rouges après irradiation de « White Sim ».

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Le nombre des bourgeons de néoformation obtenus *in vitro* et *in vivo* a été très important.

Pour les divers essais réalisés *in vitro*, on en a dénombré jusqu'à 850, isolés des amas de bourgeons apparus soit sur culture d'apex, soit sur culture de zones sous-apicales.

([1]) Les repiquages sont réalisés sur le milieu de base.

([2]) La mutation du phénotype blanc vers le rouge n'a pas été observée au cours de nos expériences (cf. p. 87).

([3]) Ces pourcentages ont été donnés par Sagawa et Mehlquist. Ils sont en fait très variables (Dommergues P., Gillot J., 1964).

Sans être aussi efficace, l'expérience *in vivo* a donné des résultats intéressants. Le tableau 2 présente ceux-ci en fonction des différents traitements. Dans nos conditions expérimentales, le pourcentage de bourgeons obtenus avec un talc à 1 p. 100 d'acide indol-butyrique est le plus élevé.

TABLEAU 2

Nombre de bourgeons néoformés pendant plusieurs mois sur les plantes traitées in vivo

Nature du traitement	Nombre de plantes traitées	Nbre de bourgeons néoformés ayant donné des boutures fleuries	Nbre moyen de bourgeons par plante traitée
Talc AIB	45	314	7
Solution AIA	24	99	4,1
Solution AIA + kinétine	25	90	3,6
Eau distillée (témoin)	40	7	0,17
Total	134	510	

L'analyse de la floraison de toutes ces boutures a permis de repérer sept plantes dont l'ensemble des fleurs étaient entièrement rouges (tabl. 3). Toutes les autres plantes avaient des fleurs complètement blanches, à l'exception de 4 à 5 p. 100 d'entre elles sur lesquelles il était possible de noter la présence de quelques pétales portant

TABLEAU 3

Analyse de la couleur des fleurs pour les plantes issues de bourgeons néoformés

Origine des bourgeons néoformés	Nombre de bourgeons néoformés ayant donné des plantes	Nombre de bourgeons ayant donné des plantes	
		à fleurs blanches comme le témoin « White Sim »	à fleurs rouges
in vivo	510	507	3 (1)
in vitro	850	846	4

(1) ces plantes ont été obtenues avec le traitement au talc à 1 p. 100 AIB.

des taches rouge vif d'importance variable. Ce pourcentage est très faible si on le compare à celui qui est signalé dans le taleau 7 pour les fleurs de la variété témoin « White Sim ».

A. — *Analyse des plantes à fleurs rouges*

L'analyse structurale de chacune des plantes à fleurs rouges a été réalisée suivant le schéma précédemment exposé. Les boutures témoins et les boutures irradiées n'ont donné que des fleurs entièrement rouges. Il est donc évident que les bourgeons néoformés dont elles sont issues provenaient des couches profondes de la chimère « White Sim » (L_{II} ou $L_{II} + L_{III}$), et que ces couches étaient génétiquement homogènes.

TABLEAU 4

Néoformation sur feuilles et tiges (fragments) *d'une chimère ectodermique de tabac* (données recomposées à partir du travail original ([1]))

Structure de la chimère au départ	Caractéristiques des bourgeons de néoformation			
	Structures ontogéniques obtenues par néoformation	Fréquence d'apparition		Origine ontogénique de leurs couches par rapport à celles de la chimère d'origine
		sur limbes	sur tiges	
VBB (*a*)	VVV	+ + + (*b*)	+ + +	L_I
	BBB	+ +	+	L_{II} ou L_{III} ou ($L_{II} + L_{III}$)
	VBB-VVB	+	+ +	($L_I + L_{II}$) (ou $L_I + L_{II} + L_{III}$)

(*a*) V = tissus verts
B = tissus blancs

(*b*) + + + apparition fréquente
+ apparition rare

([1]) Dulieu (1967)

TABLEAU 5

Résultats d'une irradiation sur boutures de « White Sim » (dose d'exposition 6 kR)

Nature du matériel	Nombre de boutures	Nombre de boutures	
		avec des fleurs blanches ou présentant quelques secteurs rouges	avec au moins une fleur toute rouge
Témoin	110	110	—
Irradié	155	130	25

La détection de plantes porteuses uniquement du génotype des couches profondes de la chimère « White Sim » est immédiate. Il est donc impossible que des plantes de ce type aient pu échapper au criblage. Notons que si le tri est facile, le rendement est faible. Ce rendement est nettement inférieur à celui signalé par Dulieu (1967) sur chimère chlorophyllienne de tabac. Toutefois, en se référant à

l'expérience de DULIEU qui porte sur une chimère de même type que « White Sim », on constate que le rendement ci-dessus se rapproche plus de la fréquence d'apparition obtenue à partir des tiges que des feuilles (tabl. 4). Dans le cas présent, cela est normal.

Il est évident que si ce type de plante à fleurs rouges est recherché, un meilleur rendement serait obtenu par irradiation. Voici d'ailleurs, à titre indicatif, les résultats d'une expérience faite au Laboratoire sur le même clone de « White Sim » (tabl. 5). L'irradiation est indiscutablement plus efficace mais son utilisation, comme on l'a déjà souligné, présente un inconvénient : elle peut modifier le génotype de départ. En tant qu'exemple, signalons quelques mutations repérées au Laboratoire sur ce clone « White Sim » après irradiation aux rayons γ. Celles-ci ont porté sur la couleur des fleurs (rouge clair, rose panaché, jaune), sur la duplicature des pétales (fleur simple blanche et rouge), sur l'aspect des feuilles (type virescent)...

Malgré son faible rendement, la méthode des néoformations est donc préférable pour obtenir des clones ontogéniquement homogènes et porteurs du génotype de la couche profonde d'une chimère.

B. — *Analyse des plantes à fleurs blanches*

Abordons maintenant l'analyse structurale des bourgeons néoformés qui n'ont donné que des fleurs blanches. Dans l'expérience de DULIEU, sur une chimère chlorophyllienne de tabac, l'examen d'une coupe transversale de limbe permettait de définir très rapidement la structure interne du matériel. Dans le cas de l'œillet, on est contraint d'utiliser la technique de l'irradiation pour s'assurer de l'homogénéité d'un clone dans toutes ses souches ontogéniques (1).

Étant donné la lenteur de la multiplication végétative par bouturage et l'importance du matériel qu'il aurait fallu manipuler, il était impensable d'étudier individuellement les quelques 1 300 plantes à fleurs entièrement blanches issues de bourgeons de néoformation.

Parmi cet abondant matériel, nous n'avons retenu que 32 plantes issues de culture *in vivo* et 9 plantes obtenues par culture *in vitro*. Pour chacune de ces 41 plantes, on a réalisé environ 100 boutures dont 50 furent irradiées dans les conditions précédemment définies. Les résultats de ces irradiations sont résumés au tableau 6 ; ils confirment complètement ceux du tableau 4 de DULIEU sur tabac.

Quelle que soit la méthode d'induction des bourgeons néoformés (*in vivo* ou *in vitro*), l'expérience montre qu'il est possible d'obtenir un excellent rendement en plantes isomutantes porteuses du génotype de la couche épidermique.

Sur les 32 clones homogènes (tabl. 6), on en a sélectionné 11, pour les cultiver en serre et en pot sur un mélange (terre, terreau, sable) alimenté une fois par semaine avec une solution nutritive. Il s'agissait évidemment de boutures issues du matériel non irradié.

Pour chaque clone, les fleurs ont été pesées, puis classées en 2 types : type normalement constitué et type « crevard ». Enfin, toutes les fleurs ont été soumises à un examen minutieux pour détecter la moindre tache rose ou rouge. En effet, il

(1) Une chimère dont le corpus correspondrait à un génotype « rouge » serait très difficile à repérer, même par la recherche très minutieuse de taches rouges sur les pétales.

apparaît fréquemment sur les témoins des taches rouge vif et parfois des taches allongées rose pâle de quelques millimètres carrés. L'origine de ces dernières est inconnue, mais elle n'a vraisemblablement aucun rapport avec les tissus profonds de la chimère de départ.

TABLEAU 6

Résultats de l'irradiation de 41 clones, à fleurs entièrement blanches, issus de néoformations de bourgeons

Origine des clones	Nombre de clones analysés	Nombre de clones en chimères	Nombre de clones isomutants (c'est-à-dire ontogéniquement homogènes)
in vivo	32	9	23
in vitro	9 (1)	0	9
Total	41	9	32

(1) L'échantillon est trop faible pour représenter toute la population.

Les résultats de ces observations sont consignés dans le tableau 7.

Quelques clones (47 *x* et 43 *g* par exemple) retiennent l'attention. Leurs fleurs sont généralement bien constituées, de poids correct, donc bien garnies de pétales et très rarement dépréciées par des taches rose pâle.

Le tableau 7 révèle une nette hétérogénéité entre les différents clones issus de la couche épidermique de la chimère « White Sim ». Le matériel ayant été cultivé en pot et n'ayant pas fait l'objet d'un essai de comportement, il est impossible de tirer des conclusions valables en ce qui concerne le poids des fleurs et le pourcentage des « crevards ». Par contre, différents caractères de la fleur, comme l'importance des taches rosées, ne semblent pas liés à des facteurs trophiques. On peut donc supposer que des variations se sont produites spontanément dans la couche épidermique au cours de la multiplication végétative de la chimère (CORNU et DOMMERGUES, 1971 ; DULIEU *et al.*, 1971). De telles variations, sans affecter le phénotype de la variété « White Sim », peuvent se repérer sur des isomutants provenant de la couche épidermique.

Les fleurs des témoins sont d'un blanc nacré ; celles des autres clones sont souvent d'un blanc plus jaune que « White Sim » au centre de la fleur. Est-ce une caractéristique de la souche blanche originelle quand elle est en structure isomutante ? Dans l'état de nos travaux, il est difficile de répondre.

TABLEAU 7

Analyse des fleurs de 11 clones issus de bourgeons de néoformation

Numéros des clones	Témoins	43 *s*	N 2 (1)	35 *f*	28 *i*	N 5 (1)	43 *g*	83 *c*	47 *x*	23 *g*	83 *f*	N 7 (1)
Nombre de fleurs observées	136	119	92	53	111	107	126	123	111	109	119	100
P. 100 des fleurs normales type non « crevard »	87	24	25	27	44	47	53	71	75	75	87	88
Poids des fleurs normales écart-type	7,49 ± 0,12	9,10 ± 0,36	9,88 ± 0,60	8,73 ± 0,76	9,72 ± 0,42	9,86 ± 0,49	9,18 ± 0,28	8,57 ± 0,30	8,70 ± 0,26	7,35 ± 0,22	7,93 ± 0,23	8,01 ± 0,27
Poids des fleurs « crevard » écart-type	7,69 ± 0,34	10,97 ± 0,36	11,56 ± 0,33	12,16 ± 0,69	10,77 ± 0,44	12,31 ± 0,40	11,14 ± 0,38	10,26 ± 0,53	11,87 ± 0,65	10,48 ± 0,82	10,04 ± 0,70	10,10 ± 0,95
P. 100 de fleurs tachées de rose	5,88	1	9	0	10	4	2	4	2	5,5	10	6
P. 100 de fleurs tachées de rouge vif	98	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

(1) Plantes issues de néoformations obtenues *in vitro*

CONCLUSION

Par des techniques diverses, il est possible d'induire des bourgeons de néoformation. La plus élégante est la culture *in vitro*. Mais il est évident qu'une technique horticole est également très efficace dans sa simplicité.

Des clones isomutants de même génotype que la partie profonde d'une chimère épidermique sont d'obtention peu fréquente, mais de détection très facile.

Par contre, des clones isomutants de même génotype que la couche superficielle d'une chimère ectodermique, sont d'obtention fréquente ; mais leur analyse ontogénique est délicate. Celle-ci nécessite une irradiation aux rayons X ou γ pour repérer les clones restés en chimère. Notons que si cette méthode est générale et peut s'appliquer à toutes les plantes à multiplication végétative, il est possible, dans certains cas, de la remplacer par une analyse de la descendance. En effet, des autofécondations provenant d'une plante en chimère ectodermique et d'un isomutant issu de sa couche épidermique, donneront des résultats différents. Malheureusement, une chimère péricline où le tissu muté intéresserait à la fois les deux assises tunicales se comporterait en descendance comme un isomutant. Ce fait enlève donc de la valeur à cette deuxième méthode.

Globalement, on peut donc admettre qu'une chimère d'œillet dans nos conditions expérimentales, se comporte sensiblement comme une chimère chlorophyllienne de tabac quand les néoformations sont obtenues sur fragments de tiges.

L'obtention de plantes génétiquement homogènes à partir de la couche épidermique d'une ectochimère ne présente d'intérêt que si le phénotype de la chimère dépend de son épiderme et non pas de sa structure en chimère comme PEREAU-LEROY l'a signalé pour une variété d'œillet.

Notons enfin que les clones issus d'une couche déterminée d'une chimère ne sont pas obligatoirement génétiquement homogènes. Ils peuvent en effet mettre en relief des altérations génétiques qui apparaissent au cours de la multiplication génétative.

Malgré les réserves qui précèdent, les techniques étudiées dans cette note peuvent rendre service, tant aux sélectionneurs qu'aux producteurs de fleurs d'œillets.

Reçu pour publication en août 1973.

REMERCIEMENTS

Au terme de cet article, nous tenons à remercier l'Association Euratom-Ital pour l'aide financière qu'elle nous a fournie, grâce à un contrat passé avec l'I. N. R. A., et à exprimer notre reconnaissance à Mme FARCY, à MM. DULIEU et TOUVIN pour leurs précieux conseils, ainsi qu'à MM. BERNINGER, POCHARD et RIVES qui ont bien voulu accepter de relire le manuscrit de cet article.

SUMMARY

GENETICALLY HOMOGENEOUS CLONES IN ALL THEIR ONTOGENETIC LAYERS OBTAINED FROM AN AMERICAN PINK CHIMERA

Numerous varieties of « American Pink » are epidermal periclinal chimaeras. Their structural instability related with spontaneous ontogenic anomalies can, in certain cases, reduce their commercial interest. Thus, we have tried to separate non chimeral plants from the different genotypes of one chimaera. In this paper, we propose to use the ability of « Pink » cultivars for bud neoformation, either by *in vitro* cultivation, or by simple horticultural methods. Our experiments have shown that genetically homogeneous clones, corresponding to the underlying tissue of the chimaera, are rarely visible but are easily screened within the regenerated plants whereas genetically homogeneous « isomutant » clones corresponding to the epidermal layer of the chimaera, are easily induced but difficult to screen. The most rapid method of detection is the use of ionizing X-rays or γ-rays. The latters induce morphogenetic reorganization which lead to the expression in the flower epidermis of underlying tissues. If no flower variation occurs after irradiation, the structure can be regarded as isomutant. Finally, it seems that some selection could be applied among regenerated clones coming from the same layer : indeed, genetic modifications could occur during vegetative multiplication.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BARBERET, BLANC. Plaquette sur la culture de l'œillet.

CORNU A., DOMMERGUES P., 1971. Induction de conversions au niveau de deux gènes liés intervenant dans la synthèse des anthocyanes chez le *Petunia hybrida* HORT. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, série D, **272**, 3290-3294.

DOMMERGUES P., GILLOT J., 1964. Variation de la réaction des boutures d'œillet à l'irradiation gamma. *Congr. FAO*, Rome, 25 may-1 june 1964.

DULIEU H., 1967. Étude de la stabilité d'une déficience chlorophyllienne induite chez le tabac par traitement au MSE. *Ann. Amélior. Plantes*, **17** (4), 339-355.

DULIEU H., de BOELPAEPE R., DESHAYES A., 1971. Sur l'existence spontanée de recombinaisons somatiques chez un mutant de *Nicotiana Xanthi* n. c. et leur induction par le rayonnement γ ; premières études génétiques. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, série D, **272**, 3287-3290.

MOREL G., MARTIN C., 1952. Guérison de Dahlias atteints d'une maladie à virus. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, série D, **235**, 1324-1325.

MURASHIGE T., SKOOG F., 1962. A revised medium for rapid growth and bio assays with Tabacco tissue cultures. *Physiol. Plant.*, **15**, 473-496.

PEREAU-LEROY P., 1970. Détection par irradiation γ de l'influence de la structure en chimère péricline d'une variété d'œillet sur la coloration de la fleur. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, Série D, **270**, 810-812.

RUDELLE M., BUYS C., POORTMANS P., 1971. Raising carnation varieties by means of planned hybridizations. *Eucarpia Meeting of ornementals*, 15-17 june 1971, 68-71.

SAGAWA Y., MEHLQUIST G. A. L., 1957. The mechanism responsible for some X-ray induced changes in flower color of the carnation, *Dianthus caryophyllus*. *Amer. J. Bot.*, **44**, 397-403.

Rapport d'activité de la Station d'Amélioration des Plantes de Dijon pour les années 1964-1967.

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (2), 95-107.

ÉTUDE DE LA VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE DE LA SURFACE FOLIAIRE ET DE L'ACTIVITÉ PHOTOSYNTHÉTIQUE CHEZ QUELQUES HYBRIDES DE MAÏS

M. DERIEUX (1), Rozenn KERREST, Y. MONTALANT
avec la collaboration technique de A. BURGHOFFER

Station de génétique et d'amélioration des plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, I. N. R. A.,
78000 Versailles

RÉSUMÉ

Un essai diallèle entre 5 lignées de maïs a permis d'étudier la variabilité génétique de la surface foliaire et de l'activité photosynthétique (mesurée par méthode pondérale). Les relations entre ces caractères et le rendement, d'une part, la précocité d'autre part, ont été établies. Les possibilités de sélection pour ces caractères ont également été envisagées.

Les résultats obtenus méritent d'être confirmés par d'autres méthodes de mesure et complétés par l'étude d'autres facteurs de variation de l'efficacité de la photosynthèse : température, éclairement, port, âge de la feuille et stade de développement de la plante, par exemple.

INTRODUCTION

L'amélioration de la précocité pose le problème de l'efficacité de la plante : pour rendre le cycle de la plante plus court sans diminuer de façon importante la production, il faut améliorer l'efficacité, en particulier au niveau de la photosynthèse.

Au cours de cette étude nous nous sommes intéressés à deux facteurs de la photosynthèse : surface foliaire et capacité photosynthétique par unité de surface. Après avoir défini une méthode de mesure pour chacun de ces facteurs, nous avons essayé d'établir leurs rapports avec les caractères agronomiques (vigueur au départ, productivité, précocité), la variabilité génétique et les possibilités de sélection.

(1) Adresse actuelle : Domaine I. N. R. A. de Brunehaut 80200 Péronne.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. — *Matériel végétal et dispositif d'essai*

L'étude a porté sur les 10 hybrides et les 5 lignées d'un essai diallèle (sans croisements réciproques) entre 2 lignées à grain corné (F 120 et F 206) et 3 lignées à grain denté (F 107, F 154, W 401).

Les lignées F 107 et W 401 ayant un ascendant commun sont consanguines.

La lignée F 206 possède le cytoplasme Texas.

L'essai comprend 3 répétitions, pour les lignées d'une part, pour les hybrides d'autre part.

2. — *Méthodes de mesure*

2. 1. *Surface foliaire.*

Pour calculer la surface foliaire, la formule la plus simple est celle proposée par MONTGOMERY en 1911 et reprise par EIK et HANWAY, HEICKEL, RUTGER : S = longueur × largeur × 0,75. 0,75 est un coefficient moyen correspondant à la forme de la feuille, il peut varier selon la variété étudiée et selon le niveau des feuilles sur la tige.

Il est possible aussi de trouver la surface foliaire sans que la forme de la feuille intervienne :

$$S = \frac{\text{Poids sec de la feuille}}{\text{Poids sec d'un disque foliaire}} \times \text{surface du disque foliaire}$$

Les disques sont découpés à l'emporte pièce à raison de trois disques par feuille et 4 feuilles par répétition.

Les corrélations entre les deux méthodes de mesure sont bonnes (tabl. 1).

TABLEAU I

Surface foliaire : corrélations entre mesures pondérales et la surface mesurée par longueur × largeur chez les hybrides

	Surface (longueur × largeur)		
	4e feuille	6e feuille	totale
Poids sec	0,94***	0,92***	0,92***
Poids frais	0,85***	0,88***	0,90***

*** significatif au seuil 0,1 p. 100.

Les mesures ont été faites en 1971 sur :

— la quatrième feuille le 2 juin ;
— la sixième feuille le 16 juin ;
— la septième feuille le 1 juillet ;
— la neuvième feuille le 8 juillet ;
— les 8 feuilles supérieures (et leur somme) fin juillet.

2. 2. *Activité photosynthétique.*

On estime l'activité photosynthétique de disques foliaires d'après l'augmentation de leur poids sec après une exposition de plusieurs heures à la lumière.

La méthode utilisée a été décrite par FOUSOVA, NATR et SESTAK, nous nous en sommes écartés sur les points suivants :

— nous avons travaillé en conditions naturelles, les expériences ne sont donc pas comparables entre elles.

— le passage à l'obscurité avant l'expérience n'a été réalisé que lors des mesures du 6, du 13 et du 16 juillet.

Il est possible que la photosynthèse n'évolue pas de façon régulière au cours de la journée (BALDY), nous avons donc prélevé des feuilles « en repos » c'est-à-dire au lever du jour. Toutefois, pendant le mois de juillet, les feuilles ont été prélevées le soir et gardées toute la nuit entre 10° et 15°C.

Les disques foliaires flottent dans des boites de Pétri et sont exposés à la lumière 3 à 5 heures. Les résultats sont exprimés en mg $dm^{-2}\ h^{-1}$.

6 disques sont prélevés par plantes (sur une feuille) et chaque répétition comporte 4 plantes, soit 24 disques, dont la moitié sert de témoin.

L'activité photosynthétique a été mesurée en 1971 aux dates figurant dans le tableau 2.

TABLEAU 2

Dates de mesure de l'activité photosynthétique : feuilles étudiées

Dates	Hybrides	Lignées
2-6-1971	4e feuille (1)	4e feuille
16-6-1971	6e —	
1-7-1971	7e —	
13-7-1971	feuille de l'épi	feuille de l'épi
16-7-1971	F_4 (2)	dernière feuille
10-8-1971	F_3	F_3
11-8-1971	feuille de l'épi	feuille de l'épi

(1) 4e, 6e, 7e feuille dégainée apparaissant sur la jeune plante.
(2) F_4 : 4e feuille comptée à partir de la panicule.

RÉSULTATS

1. — *Surface foliaire*

La surface moyenne des feuilles supérieures des hybrides et des lignées est donnée par la figure 1.

1. 1. *Variabilité génétique.*

Pour chaque feuille étudiée il existe des différences significatives entre hybrides (tabl. 3).

1. 2. *Relations avec les caractéristiques agronomiques.*

1. 2.1. *Vigueur au départ.*

La liaison entre surface foliaire et poids sec des plantes jeunes est nulle ou faible (tabl. 4).

1. 2.2. *Rendement.*

Les plus grandes feuilles de la plante sont la feuille de l'épi et la feuille immédiatement au-dessus. Pour ces deux feuilles s'établissent les meilleures corrélations

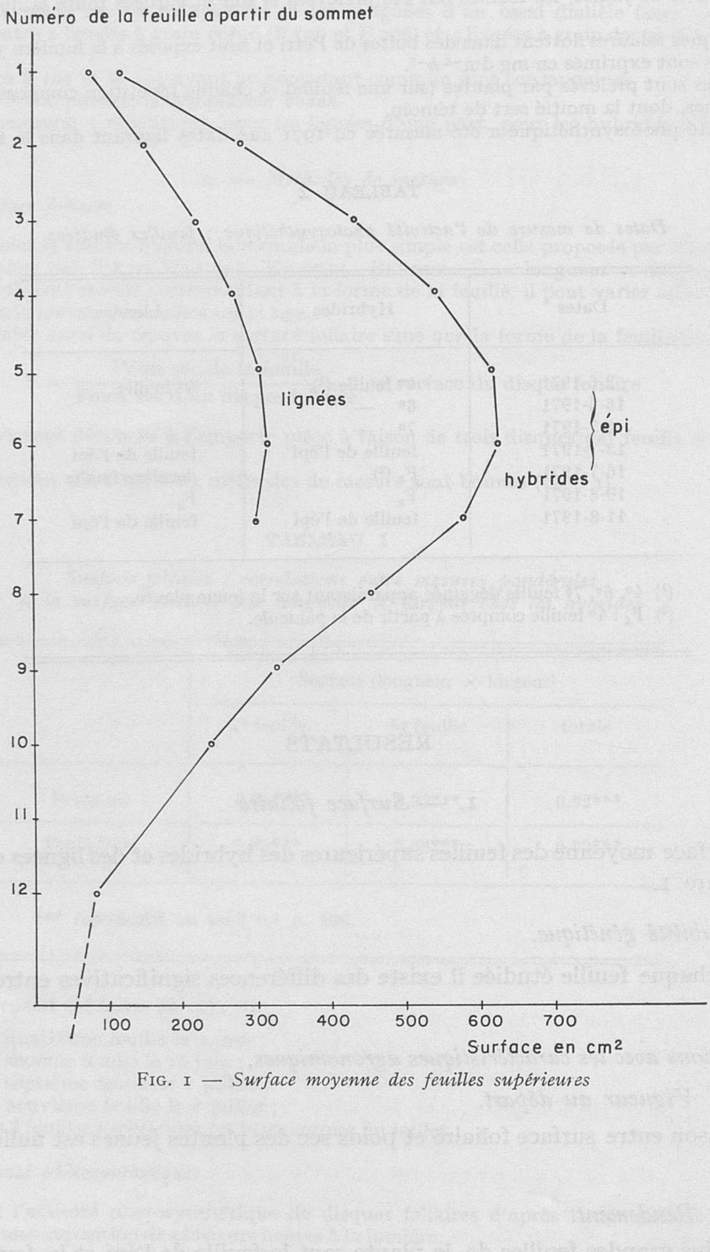


FIG. 1 — *Surface moyenne des feuilles supérieures*

TABLEAU 3

Surface des feuilles (cm²)

4e feuille		6e feuille		7e feuille		9e feuille		Surface totale	
120 × 154	72,7	120 × 154	316	107 × 120	707	120 × 154	806	120 × 154	4 880
107 × 120	69,0	107 × 120	315	120 × 154	695	107 × 120	741	120 × 401	4 870
154 × 107	51,6	154 × 107	253	120 × 401	569	154 × 206	733	154 × 401	4 860
120 × 401	60,8	154 × 206	250	154 × 107	568	120 × 401	716	154 × 206	4 440
120 × 206	55,2	120 × 401	247	120 × 206	539	154 × 107	677	401 × 206	4 310
154 × 206	51,4	154 × 401	224	154 × 401	484	154 × 401	656	107 × 120	4 130
107 × 401	46,7	206 × 107	202	206 × 107	480	206 × 107	652	154 × 107	4 120
154 × 401	46,6	107 × 401	197	154 × 206	478	120 × 206	629	120 × 206	3 900
206 × 107	44,2	120 × 206	197	107 × 401	426	401 × 206	621	206 × 107	3 650
401 × 206	37,5	401 × 206	169	401 × 206	415	107 × 401	608	107 × 401	3 360
Moyenne :	54,6		237		536		684		4 252
Coeff. de var. :	7,1		11,0		11,6		7,7		8,7
F :	20,8**		10,9**		9,1**		5,9**		6,6**

** Significatif au seuil 1 p. 100.

entre surface foliaire et rendement. En effet, les coefficients de corrélation concernant la surface foliaire totale sont plus faibles. (tabl. 5).

Le nombre de feuilles étant variable selon les hybrides (14 à 17) il est nécessaire pour garder le maximum d'information sur la position de la feuille, d'utiliser deux échelles :

— l'une, pour la plante jeune, correspond à l'ordre d'apparition des feuilles (4e, 6e, 9e feuille).

— l'autre, pour la plante adulte, correspond au numéro d'ordre à partir du sommet : F 1 à F 9.

TABLEAU 4

Corrélations entre surface foliaire et poids sec des jeunes plantes

Dates	3-6	16-6
4e feuille	0,08	0,38
6e feuille	0,08	0,47

TABLEAU 5

Corrélations entre la surface foliaire et les caractères agronomiques
(Rendement, précocité)

Feuille	Rendement en grain sec	Poids sec de la plante entière à la récolte	P. 100 d'eau du grain à la récolte	P. 100 de matière sèche de la feuille
4e	0,52– (1)	0,48–	0,65*	— 0,77**
6e	0,52–	0,50	0,68**	— 0,38
F 9	0,01	0,28	0,43	— 0,40
7e	0,53–	0,52–	0,59*	
F 8	0,18	0,51	0,59	
F 7	0,68	0,75**	0,70**	
F 6	0,88**	0,80***	0,83**	
9e	0,67*	0,67**	0,77**	
F épi	0,90***	0,84**	0,79***	
F 5	0,92***	0,82***	0,81***	
F 4	0,94***	0,64*	0,68**	
F 3	0,84***	0,56*	0,47	
F 2	0,80***	0,44	0,34	
F 1	0,77**	0,70**	0,49	
Surface foliaire totale	0,74**	0,77**	0,88***	

(1) – significatif au seuil 10 p. 100 ;
* significatif — 5 p. 100 ;
** significatif — 1 p. 100 ;
*** significatif — 0,1 p. 100.

1. 2.3. *Précocité.*

Le critère de précocité utilisé est la teneur en matière sèche du grain à la récolte. Le tableau 5 donne pour chaque feuille les coefficients de corrélation entre surface foliaire et précocité.

Les plantes les plus tardives ont les plus grandes feuilles.

On constate également que la teneur en matière sèche des jeunes feuilles est liée négativement à la surface de la feuille (— 0,77 ** pour la 4e feuille) et à l'humidité du grain à la récolte (— 0,64 * pour la 4e feuille) (tabl. 6).

TABLEAU 6

Corrélations entre p. 100 de matière sèche de la feuille et p. 100 d'eau du grain à la récolte

Date	Feuille	Coefficient de corrélation
2-6	4e	— 0,64*
16-6	6e	— 0,32
1-7	7e	— 0,76**
6-7	9e	—
13-7	F.épi	— 0,43
16-7	F.4	— 0,35
10-8	F.3	— 0,43
11-8	F.épi	— 0,74*

* Significatif au seuil 5 p. 100.
** Significatif au seuil 1 p. 100.

1. 3. *Possibilités de sélection.*

L'analyse diallèle sur la surface totale et la surface de la F 5 montre que l'on peut utiliser la surface foliaire comme critère de sélection des lignées. (tabl. 7).

TABLEAU 7

Analyse diallèle concernant la surface foliaire
Valeurs de F

Origine de la variation	Surface totale	Surface de la F 5
Hybrides	4,41*	3,41*
Aptitude générale à la combinaison	5,11*	5,83*
Aptitude spécifique à la combinaison	1,56	1,08

2. — *Activité photosynthétique*

En moyenne l'activité photosynthétique des hybrides est plus élevée que celle des lignées, sauf le 16 juillet (tabl. 8). Nous reviendrons sur cette expérience particulière.

TABLEAU 8

Activité photosynthétique. Comparaison hybrides — lignées
(en *mg* dm^{-2} h^{-1})

Feuille	Date	Hybrides	Lignées
4e	2 Juin	23,3	13,2
F. 4	16 Juillet	13,0	14,6
F. 3	10 Août	15,8	9,8
F. épi	11 Août	15,3	10,4

2. 1. *Variabilité génétique.*

Six séries de mesures sur huit (correspondant à des dates différentes) donnent des différences significatives entre hybrides (tabl. 9). Les mesures vont de la 4e à la 12e feuille.

2. 2. *Relations avec les caractères agronomiques.*

2. 2.1. *Vigueur au départ.*

L'activité photosynthétique de la 4e feuille, mesurée le 2 juin, semble déterminer la croissance après cette date (coefficient de corrélation 0,77 ** avec le poids sec du

TABLEAU 9

Activité photosynthétique

2 Juin		16 Juin		1er Juillet		6 Juillet	
4e feuille		6e feuille		7e feuille		9e feuille	
120 × 154	29,1	107 × 120	13,8	120 × 154	16,5	206 × 107	17,4
154 × 206	27,5	120 × 154	13,5	107 × 120	16,3	107 × 120	16,3
154 × 401	26,3	120 × 401	11,5	206 × 107	15,0	120 × 154	15,7
107 × 120	24,0	120 × 206	11,0	120 × 206	14,9	154 × 206	14,9
120 × 401	23,8	154 × 107	10,9	154 × 206	14,5	120 × 401	14,3
401 × 206	22,5	154 × 401	10,2	401 × 206	14,4	120 × 206	13,2
206 × 107	22,2	107 × 401	9,5	154 × 401	14,3	154 × 107	13,1
120 × 206	21,5	154 × 206	9,1	120 × 401	13,8	107 × 401	13,0
107 × 401	19,7	206 × 107	8,8	154 × 107	13,6	154 × 401	11,0
154 × 107	17,7	401 × 206	7,9	107 × 401	13,1	206 × 401	9,5
Moyenne : 23,4		10,6		14,6		13,8	
Coeff. de var. : 16,8		17,7		7,2		13,0	
F : 1,86		4,39**		2,29*		5,28**	

11 juin), mais ne pas dépendre de l'état de la plante lors de la mesure (coefficient de corrélation 0,39 NS avec le poids sec du 3 juin) (tabl. 10).

TABLEAU 10

Corrélations entre activité photosynthétique de la 4e feuille et poids sec des jeunes plantes

		Poids sec de la plante		
		le 3-6	le 11-6	le 22-7
Activité Photosynthétique	le 2-6	0,39	0,77**	0,69**
	le 16-6		0,14	0,33

2. 2.2. *Rendement.*

Si l'on ne tient pas compte des mesures faites les 6, 13 et 16 juillet, il semble exister une assez bonne corrélation entre l'activité photosynthétique et la production de matière sèche (tabl.11).

Les mesures du mois de juillet ont été perturbées par la floraison. Le 16 juillet, par exemple, l'activité photosynthétique des lignées (non fleuries) est supérieure à celle des hybrides (fleuris) (tabl. 8). Il n'y a pourtant pas de relation apparente entre tardiveté à la floraison et activité photosynthétique au mois de juillet : 0,11 le 6 juillet, 0,27 le 13, 0, 34 le 16.

TABLEAU 9 (suite)

hybrides (en $mg\ dm^{-2}\ h^{-1}$)

13 Juillet		16 Juillet		10 Août		11 Août	
Feuille de l'épi		F 4		F 3		Feuille de l'épi	
120 × 401	14,6	120 × 401	20,3	107 × 120	18,5	120 × 154	19,1
107 × 120	12,9	107 × 120	19,6	120 × 154	18,4	154 × 401	18,7
107 × 401	10,5	120 × 206	16,8	154 × 401	17,0	154 × 206	17,1
120 × 206	9,6	107 × 401	16,1	154 × 206	17,0	107 × 120	16,2
401 × 206	9,1	120 × 154	14,3	120 × 401	16,9	154 × 107	15,9
120 × 154	7,7	206 × 107	13,5	120 × 206	16,1	120 × 206	14,5
154 × 401	7,5	154 × 107	13,4	206 × 107	16,1	401 × 206	14,4
206 × 107	6,6	154 × 401	13,2	107 × 401	14,8	120 × 401	14,3
154 × 107	4,5	401 × 206	11,6	154 × 107	14,4	107 × 401	14,2
154 × 206	2,3	154 × 206	11,2	401 × 206	11,9	206 × 107	11,7
	8,5		15,0		16,1		15,6
	26,5		15,3		14,5		11,0
	6,85**		4,68**		1,77		4,72**

Par ailleurs les trois expériences dont il est question correspondent à des prélèvements des feuilles effectués la veille de l'expérience plutôt que le matin même. Pourtant cette technique ne semble pas modifier de façon systématique le classement des hybrides.

TABLEAU II

Corrélations entre l'activité photosynthétique et les caractères à la récolte

Date	Feuille	Rendement en grain	Poids sec de la plante entière à la récolte	P. 100 en eau du grain à la récolte	P. 100 en matière sèche de la feuille
2-6	4e	0,65*	0,61*	0,63*	— 0,08
16-6	6e	0,38	0,47–	0,60*	— 0,47
1-7	7e	0,63*	0,48–	0,30	— 0,22
6-7	9e	0,30	0,15	0,11	
13-7	F. épi	— 0,06	— 0,13	— 0,08	— 0,21
16-7	F4	0,02	— 0,22	— 0,27	— 0,40
10-8	F3	0,46	0,45	0,58*	— 0,37
11-8	F. épi	0,43	0,65*	0,86**	— 0,35

2. 2.3. *Précocité.*

L'activité photosynthétique est liée à la tardiveté. Il existe d'autre part une relation assez étroite entre précocité et teneur en matière sèche des feuilles, dès la 4e feuille (tabl. 6). Par contre, il ne semble pas y avoir de relation significative entre la teneur en matière sèche des feuilles et l'activité photosynthétique (tabl. 11, dernière colonne).

2. 3. *Possibilités de sélection.*

L'analyse diallèle sur les données du 16 juin, du 1 juillet et du 11 août (tabl. 12) montre que l'aptitude générale à la combinaison est significative pour deux séries de mesures. Mais on ne peut pas passer sous silence les résultats, non significatifs, mais assez contradictoires du 1 juillet, car ces résultats sont fortement liés au rendement.

Il semble, malgré tout, que l'on pourrait utiliser ce caractère comme critère de sélection des lignées.

TABLEAU 12

Analyse diallèle concernant l'activité photosynthétique
Valeurs de F

Origine de la variation	Date des mesures 16-6	1-7	11-8
Hybrides	4,02**	3,27*	6,72**
Aptitude générale à la combinaison ...	8,89*	1,55	7,36*
Aptitude spécifique à la combinaison .	< 1	2,59	1,76

DISCUSSION

De nombreux auteurs ont signalé la variabilité génétique et l'importance de l'aptitude générale à la combinaison pour la surface foliaire (RUTGER *et al*, 1971). De même EIK et HANWAY (1965), PENDLETON et HAMMOND (1969) ont montré que le rendement et la précocité étaient liés à la surface foliaire.

En ce qui concerne l'activité photosynthétique, plusieurs auteurs ont mis en évidence un effet d'hétérosis entre lignées, hybrides F_1 et F_2 (FOUSOVA et AVRATOVSCUKOVA, 1967) (HEICHEL, 1969). FOUSOVA et AVRATOVSCUKOVA, KATSAROV, GLOCOV admettent que le rendement est lié à l'activité photosynthétique mais WATSON, KATSAROV, HANSON trouvent qu'une forte activité photosynthétique est liée à une faible surface foliaire.

Nous avons trouvé, pour notre part, une corrélation positive significative entre surface foliaire et activité photosynthétique dans quatre séries de mesures sur sept. Enfin, pour MOSS, la variabilité génétique de l'activité photosynthétique semble insuffisante pour permettre une sélection.

L'écart entre nos résultats et ceux de ces auteurs peut s'expliquer par la méthode expérimentale. Nous avons travaillé en conditions naturelles de température (températures moyennes comprises entre 10,5°C le 16 juin et 20,5°C le) (6 juillet) et d'éclairement, alors que la plupart des auteurs cherchent à se placer dans les conditions correspondant au maximum d'activité photosynthétique.

Il serait intéressant d'étudier chaque variété à des éclairements et à des températures différentes pour mieux se rendre compte de son comportement global.

D'autres facteurs importants de variation ont été négligés : l'évolution de l'activité de la feuille au cours du temps, l'action du stade de développement de la plante (FOUSOVA montre que l'activité photosynthétique décroît après la floraison), le port qui agit sur la pénétration de la lumière dans la végétation (PEARCE, 1967; KUROWA, 1969) l'orientation de la feuille par rapport au rayons lumineux (CHARTIER, 1970), tous ces éléments devraient être pris progressivement en considération.

Si nous pouvons confirmer les résultats obtenus, et améliorer la méthode de mesure par l'utilisation d'une chambre d'assimilation ou d'éléments marqués, par exemple, les applications seraient de deux ordres :

— Sélection : amélioration de la productivité par augmentation de la surface foliaire et de l'activité photosynthétique, associées à une forte teneur en matière sèche de la feuille (précocité).

— Test de valeur hybride : un premier tri pourrait être fait pour la productivité à partir de l'activité photosynthétique de la 4e feuille, un tri plus sévère à partir de la surface de la 9e feuille. La précocité serait estimée par la teneur en matière sèche de la 4e feuille.

Les principaux avantages de cette méthode seraient :

- le nombre très limité de plantes à étudier (5 à 10),
- la précocité de l'estimation, avant floraison ou même dès la 4e feuille,
- la possibilité d'estimer la valeur des hybrides pendant l'hiver si la méthode est applicable en conditions artificielles.

Les essais d'étude de valeur hybride au champ seraient simplifiés et pourraient par conséquent intervenir sur des générations moins avancées en sélection, par exemple, après deux autofécondations (F_3) au lieu de trois (F_4).

Reçu pour publication en mai 1972.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier MM. COTTE, CHARTIER et BANNEROT qui ont bien voulu se charger de la lecture de cet article.

SUMMARY

STUDY OF GENETIC VARIABILITY OF LEAF AREA AND PHOTOSYNTHETIC ACTIVITY IN SOME CORN HYBRIDS

Leaf area, and photosynthetic activity measured by dry weight increase of foliar discs exposed to sunlight were studied in hybrids and inbred lines of a diallel test.

Leaf area, genetic variability was observed. There is a correlation between leaf area and yield on the one hand and leaf area and lateness on the other hand. Breeding the inbred lines for leaf area could be efficient.

Photosynthetic activity : six out of eight series of measurements showed significant differences between hybrids. There appears to be a connection between photosynthetic activity and yield on the one hand and photosynthetic activity and lateness on the other hand. Breeding inbred lines photosynthetic activity could be efficient.

Natural spring and summer temperatures (10°C to 20°C) are perhaps more available to show a genetic variability than the optimal temperatures customarily used for maize (28 to 30°C).

Other variation factors to be studied are : effect of temperature, light intensity, habit, age of leaf, stage of development of the plant.

These results could be applied for breeding and early test combining hability of inbred line (possibly in artificial conditions).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BALDY C., (Communication personnelle).

CHARTIER Ph., 1970. *Étude de l'assimilation nette d'une culture couvrante.* Thèse Faculté d'Orsay. Ser. A n° 701 C. N. R. S., 6183, 80 p.

EIK., HANWAY J. J., 1966. Leaf area in relation to yield of corn grain. *Agron. J.*, **58**, 1, 16-18.

EIK K., HANWAY J. J., 1965. Some factors affecting development aud longevity of leaves of corn *Agron. J.*, **57**, 1, 7-12.

FOUSOVA S., AVRATOVSCUKOVA N., 1967. Hybrid vigour and photosynthetic rate of leaf disks in *Zea mays* L. *Photosynthetica*, **1** (1-2), 3-12.

GLOCOV L., 1969. Maize photosynthesis intensity and productivity under the Moskow region conditions. *Nautsh. Trud. Ser. Rasten. Vissh. Selskostop. Inst. « Georgi Dimitrov »*, **20**, 257-277.

HANSON W. D., 1971. Selection for differential productivity among juvenile maize plants : associated net photosynthetic rate and leaf area changes. *Crop Sci.*, **11**, 3, 334-339.

HEICHEL G. H., 1971. Confirming measurements of respiration and photosynthesis with dry matter accumulation. *Photosynthetica*, **5**, 2, 93-98.

HEICHEL G. H., 1969. International photosynthetic investigations on corn. I. varietal differences in photosynthesis. II. Photosynthetic response to leaf water potential. *Diss. Abstr.*, **29** B, n° 6, 1905 B, 1906 B.

HESKETH J. D., MUSGRAVE R. B., 1962. Photosynthesis under field conditions. IV. Light studies with individual corn leaves. *Crop Sci.*, **2**, 311-315.

HESKETH J. D., MOSS D. N., 1963. Variation in the response of photosynthesis to light. *Crop Sci.*, **3**, 107-110.

KATSAROV *et al.*, 1970. On the photosynthetic activity of the plants and heterosis in Maize (bulg.-an.) *Sofia Akak. Selkostop Nauki*, in *Plant physiology*, **1**. 57-66.

KUROIWA S., 1970. Total photosynthesis of a foliage to inclinaison of leaves in *Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Proc. I. B. P.-P. P. tech. Meeting*, Trebon (Tchécoslovaquie) 14-21 sept. 1969, 79-89.

MONTGOMERY E. G., 1911. Correlation studies of corn. *Nebraska Agric. exper. Stat. Ann. Rep.*, **24**, 109-159.

MOSS D. N., 1964. Optimum lighting of leaves. *Crop. Sci.*, **4**, 131-136.

MOSS D. N., 1970. Laboratory measurements and breeding for photosynthetic efficiency in *Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Proc. I. B. P.-P. P. tech. Meeting*, Trebon (Tchécoslovaquie), 14-21 sept. 1969, 323-330.

NATR L., 1970. The use of leaf tissue samples for studying the characteristics of the photosynthetic apparatus. in *Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Proc. I. B. P.-P. P. tech. Meeting*, Trebon (Tchécoslovaquie), 14-21 sept. 1969, 331-337.

PEARCE R. B., 1967. *Photosynthesis in plant communities and individual leaves as influenced by leaf angle, leaf area index and leaf age.* (Virginia Polytechnic Institute (Dissertation n° 67-6229)), 95 p.

PENDLETON J. W., HAMMOND J. J., 1969. Relative photosynthetic potential for grain yield of various leaf canopy levels of corn. *Agron. J.*, **61**, 6, 911-913.

RUTGER J. N., FRANCIS C. A., GROGAN C. O., 1971. Diallel analysis of ear leaf characteristics in Maize (*Zea mays* L). *Crop Sci.*, **11**, 2, 194-195.

SESTAK Z., CATSKY J., 1962. Intensity of photosynthesis and chlorophyll content as related to leaf age in *Nicotiana sanderae* HORT. *Biol. Plant.*, **4**, 131-140.

WATSON D. J., 1956. Leaf growth in relation to crop yield. in Milthorpe, F. L. (ed.) *The growth of leaves*, 178-191, Butterworths London, 217 p.

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (2), 109-113.

INFLUENCE DU GÈNE OPAQUE 2 SUR L'ACTIVITÉ PHOTOSYNTHÉTIQUE D'UN HYBRIDE DE MAÏS

M. DERIEUX, Rozenn KERREST, Y. MONTALANT
avec la collaboration technique de A. BURGHOFFER

Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, I. N. R. A.,
78000 Versailles

RÉSUMÉ

La forme opaque-2 de l'hybride $F_7 \times F_2$ est moins productive et moins précoce que la forme normale. Toutefois, dans les conditions du début de l'été de la région parisienne, son activité photosynthétique semble meilleure.

INTRODUCTION

Il existe chez les végétaux plusieurs modes de fixation du carbone (BALDRY *et al.*, 1970 ; HESKETH et BAKER, 1970 ; JOLIVET *et al.*, 1970 ; LAETSCH, 1968). Chez les plantes des régions tempérées, la fixation du gaz carbonique a lieu sur une molécule en C_5 pour libérer deux molécules en C_3. C'est le cycle de Calvin ou cycle en C_3. Chez certaines plantes tropicales, dont le Maïs, le CO_2 peut être fixé sur une molécule en C_3 pour donner une molécule en C_4. C'est le cycle HSK ou cycle en C_4 (HATCH, 1970).

Le cycle en C_4 est caractérisé (LAETSCH, 1969) par :

— la coexistence de 2 types de chloroplastes,
— une photorespiration très faible (elle représente 40 p. 100 de la photosynthèse dans le cycle C_3 (BJÖRKMAN, 1970)),
— un point de compensation voisin de zéro,
— une meilleure utilisation de l'eau,
— une efficacité apparente supérieure à celle du cycle en C_3,

— un plateau de saturation atteint pour une plus forte intensité lumineuse,
— des températures optimales (30 à 35°C) plus élevées que celles des plantes en C_3 (20 à 25°C).

JOLIVET *et al.* ont montré que le gène récessif « opaque 2 », utilisé pour améliorer la teneur en lysine du grain de maïs, ralentissait l'activité des enzymes du cycle en C_4, mais activait celle des enzymes du cycle de Calvin, cycle habituel des plantes des régions tempérées. Cette action défavorable est perceptible dès les premiers jours de végétation sur la lignée W 64 A. Elle pourrait expliquer, au moins en partie, la diminution de rendement observée chez les maïs de type « opaque 2 » par rapport à leur version normale.

Cette étude avait pour but de confirmer cet effet sur un hybride simple précoce, dans les conditions normales de culture de la région parisienne.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

L'hybride simple utilisé est $F_7 \times F_2$. La forme opaque est obtenue par le croisement de la lignée F_7 opaque par la lignée F_2 opaque, chacune des lignées ayant subi 5 croisements par le parent récurrent (Station de Clermont-Ferrand).

L'essai où figuraient ces hybrides a été décrit par ailleurs (DERIEUX *et al.*, 1972), ainsi que la méthode de mesure de l'activité photosynthétique apparente par accroissement du poids sec de disques foliaires.

Les plantes possédant l'allèle récessif O_2, laissées en fécondation libre, ont produit une majorité de grains normaux. Il n'y a donc pas d'effet de la texture farineuse conférée habituellement par le gène opaque-2.

RÉSULTATS

A. — *Caractéristiques agronomiques* (rendement, précocité)

Le rendement et la précocité de floraison et de maturité figurent dans le tableau 1. Le rendement est significativement plus faible pour les plantes possédant le gène O_2. La précocité à maturité est également moins grande. Les effets défavorables du gène « opaque-2 » seraient donc, au moins en partie, dus à autre chose qu'à la texture du grain.

TABLEAU 1

Rendement et précocité

	$F_7 \times F_2$	$(F_7 \times F_2)\ O_2$
Rendement qx/ha	61,5	57,1
P. 100 eau dans le grain à la récolte	24,3	27,3
Date de floraison	12 juillet	14 juillet

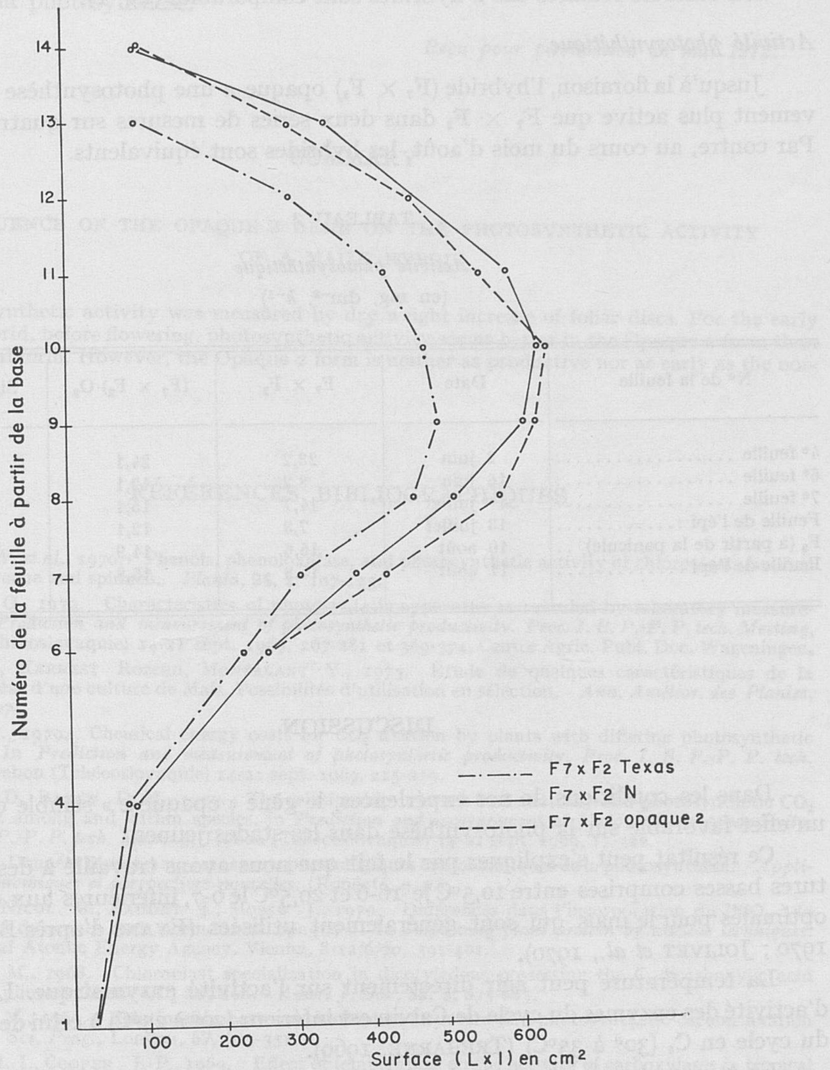


FIG. 1 — *Comparaison des surfaces foliaires*

B. — *Caractéristiques photosynthétiques*

Surface foliaire.

Les surfaces foliaires des 2 hybrides sont comparables (fig. 1).

Activité photosynthétique.

Jusqu'à la floraison, l'hybride ($F_7 \times F_2$) opaque a une photosynthèse significativement plus active que $F_7 \times F_2$ dans deux séries de mesures sur quatre (tabl. 2). Par contre, au cours du mois d'août, les hybrides sont équivalents.

TABLEAU 2

Activité photosynthétique

(en mg, dm^{-2}, h^{-1})

N° de la feuille	Date	$F_7 \times F_2$	$(F_7 \times F_2)\ O_2$	Signification
4e feuille	2 juin	23,2	24,1	NS
6e feuille	16 juin	8,2	12,1	S
7e feuille	1er juillet	14,7	15,1	NS
Feuille de l'épi	13 juillet	7,3	12,1	S
F_3 (à partir de la panicule)	10 août	15,6	14,9	NS
Feuille de l'épi	11 août	15,9	15,8	NS

DISCUSSION

Dans les conditions de nos expériences, le gène « opaque-2 » semble donc avoir un effet favorable sur la photosynthèse dans les stades jeunes.

Ce résultat peut s'expliquer par le fait que nous avons travaillé à des températures basses comprises entre 10,5°C le 16-6 et 20,5°C le 6-7, inférieures aux conditions optimales pour le maïs qui sont généralement utilisées (EVANS d'après BJÖRKMAN, 1970 ; JOLIVET *et al.*, 1970).

La température peut agir directement sur l'activité enzymatique. L'optimum d'activité des enzymes du cycle de Calvin est inférieur (20° à 25°C) à celui des enzymes du cycle en C_4 (30° à 35°C) (TREHARNE, 1969).

La température peut aussi modifier l'expression du gène o_2 sur la mise en place des structures des chloroplastes.

Une étude sur l'influence de l'intensité d'éclairement (4 000 à 40 000 lux) n'a pas donné de résultats significatifs.

Il peut enfin s'agir de différences artificielles dues à la méthode de travail. L'âge physiologique de la $n^{ième}$ feuille à la même date peut être différent chez les deux hybrides ; la mise en place de l'appareil photosynthétique peut se faire à des vitesses différentes. Toutefois, au cours de la reconversion de certaines lignées et en condi-

tions difficiles au début de la végétation, la différence de vigueur à l'avantage de la forme « opaque-2 » semble plus importante que l'effet d'un résidu d'hétérozygotie.

Il semble peu probable que la baisse de rendement observée sur des hybrides possèdant le gène opaque-2 et laissés en fécondation libre soit due à un effet défavorable sur la photosynthèse.

Reçu pour publication en mai 1972.

SUMMARY

INFLUENCE OF THE OPAQUE 2 GENE ON THE PHOTOSYNTHETIC ACTIVITY OF A MAIZE HYBRID

Photosynthetic activity was measured by dry weight increase of foliar discs. For the early $F_7 \times F_2$ hybrid, before flowering, photosynthetic activity seems better in the Opaque 2 form than in the normal form. However, the Opaque 2 form is neither as productive nor as early as the normal form.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BALDRY C. W. *et al.*, 1970. Phenols, phenoloxidase, and photosynthetic activity of chloroplasts isolated from sugar cane and spinach. *Planta*, **94**, 2, 107-123.

BJÖRKMANN O., 1970. Characteristics of photosyntetic apparatus as revealed by laboratory measurements. In *Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Proc. I. B. P.-P. P. tech. Meeting*, Trebon (Tchécoslovaquie) 14-21 sept. 1969, 267-281 et 369-374, Centre Agric. Publ. Doc. Wageningen.

DERIEUX M., KERREST Rozenn, MONTALANT Y., 1973. Étude de quelques caractéristiques de la photosynthèse d'une culture de Maïs. Possibilités d'utilisation en sélection. *Ann. Amélior. des Plantes*, **22**, 2, 95-107.

HATCH M. C., 1970. Chemical energy costs for CO_2 fixation by plants with differing photosynthetic pathways. In *Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Proc. I. B. P.-P. P. tech. Meeting*, Trebon (Tchécoslovaquie) 14-21 sept. 1969, 215-229.

HESKETH J. D., BAKER D. M., 1970. The relationship between leaf anatomy and photosynthetic CO_2 assimilation among and within species. in *Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Proc. I. B. P.-P. P. tech. Meeting*, Trebon (Tchécoslovaquie) 14-21 sept. 1969, 17-322.

JOLIVET E. Données récentes sur les aspects physiologiques et biochimiques de la photosynthèse. *Applications agronomiques et perspectives nouvelles.* (Ronéoté, 9 p.)

JOLIVET E., NICOL M., BAUDET J., MOSSÉ J., 1970. Différences dans l'incorporation du $^{14}CO_2$ à la lumière chez de jeunes maïs normaux et opaque 2. In *Improving plant protein by nuclear techniques.* International Atomic Energy Agency. Vienna, 8-12/6/70, 391-401.

LAETSCH W. M., 1968. Chloroplast specialization in dicotyledons possessing the C_4-dicarboxylic acid pathway of photosynthetic CO_2 fixation. *Amer. J. Bot.*, **55**, 8, 875-883.

LAETSCH W. M., 1969. Relationship between chloroplast structure and photosynthetic carbon fixation pathways. *Sci. Prog.*, London, **57**, 323-351.

TREHARNE H. J., COOPER J.-P., 1969. Effect of temperature on the activity of carboxylases in tropical and temperate Gramineae. *J. exp. Bot.*, **20**, 170-175.

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (2), 115-125.

SÉLECTION DE VARIÉTÉS DE POMMES A CIDRE RÉSISTANTES A LA TAVELURE

J. F. DRILLEAU et L. DECOURTYE*

avec la collaboration technique de Claudette PRIOULT,
Denise MARTIN et A. RENOUX*, L. FERTÉ et J.-C. LEFÈVRE**

Station de Recherches cidricoles,
Centre de Recherches, I. N. R. A.,
65, rue de Saint Brieuc,
35042 Rennes Cedex

* *Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,*
Centre de Recherches, I. N. R. A.,
Le Bois l'Abbé,
Beaucouzé 49000 Angers

** *Comité des Fruits à Cidre et des Productions Cidricoles*
Paris

RÉSUMÉ

Au cours de la période 1961-1964, vingt et un croisements ont été réalisés entre 11 variétés produisant des fruits de table de bonne qualité d'une part, et 15 géniteurs résistant à l'agent responsable de la Tavelure (*Venturia inaequalis*), d'autre part. Le tableau 1 rassemble la généalogie complète de ces géniteurs et le tableau 3 récapitule les combinaisons effectuées. Bien que ce programme ait été orienté à l'origine vers la sélection de fruits de table, il a semblé qu'il pouvait aussi conduire à de nouvelles variétés de pommes destinées à la transformation. Une sélection particulière pour ce type de matériel végétal s'est effectuée en deux étapes. La première a porté sur des critères agronomiques tels que la sensibilité à l'Oïdium, la grosseur des fruits, l'époque de floraison et de maturité. La fréquence des éliminations pratiquées en fonction de ces critères figure au tableau 3. La seconde étape est basée sur des caractères technologiques immédiatement perceptibles notés selon l'échelle définie au tableau 2. La sélection effectuée en fonction de ces critères a permis l'élimination de 75 p. 100 environ des individus ayant satisfait aux exigences culturales (tabl. 4). Les résultats d'analyses des jus de pression des hybrides conservés sont rassemblés dans le tableau 5. Il en ressort que ces hybrides se classent, pour la plupart, parmi les variétés acidulées ou aigres, telles qu'elles sont définies au tableau 6. Leurs fruits paraissent donc susceptibles de constituer une matière première intéressante pour l'élaboration de jus de pomme et de concentrés. Nous pensons utiliser maintenant des critères de sélection plus fins (teneur en pectine et en vitamine C) qui rendraient possible la sélection des hybrides les mieux adaptés à la transformation. En même temps des vergers vont être établis dans les différentes régions cidricoles traditionnelles afin de préciser le comportement en culture des hybrides retenus.

INTRODUCTION

La Tavelure, provoquée par le champignon *Venturia inaequalis* (CKE, WINT) est la maladie parasitaire la plus répandue sur le Pommier cultivé, *Malus pumila* (MILL). Les différents organes de l'arbre peuvent être attaqués, notamment les feuilles et les fruits, plus rarement les rameaux. Un programme d'amélioration génétique pour la résistance à ce parasite a été entrepris pour les pommes de table à la Station de Recherches fruitières d'Angers à partir de 1960 (RÉMY et DECOURTYE, 1962). En cours de sélection, il est apparu que des hybrides réunissant des caractéristiques agronomiques intéressantes devaient être éliminés pour des raisons secondaires : aspect du fruit, calibre insuffisant, dureté de la chair ou de l'épiderme. Ces caractéristiques pouvaient par contre être indifférentes ou même favorables pour des fruits destinés à subir une transformation. En effet, les variétés à cidre servent de matière première à diverses industries qui élaborent soit des compotes, des jus et des concentrés, soit des cidres qui sont livrés à la consommation ou distillés à usage d'eau-de-vie de bouche. A partir de 1969, des critères de sélection orientés vers l'obtention de telles variétés ont commencé d'être appliqués.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Au cours de la période 1961 à 1964, 21 hybridations ont été réalisées entre 11 parents produisant des pommes de table de bonne qualité et 15 géniteurs de résistance à la Tavelure. Pour le premier groupe parental, on a utilisé soit des cultivars mondialement connus — « Crandall », « Golden delicious », « Jonathan », « Mc Intosh », « Peasgood's nonsuch », « Wealthy », « Winter banana », soit des variétés locales françaises, « La Nationale », « Reinette clochard », « Reinette du Mans », soit enfin un hybride non dénommé de la Station d'Angers, F 14 A 22. Ce dernier provient du croisement de « Golden delicious » par « Reinette clochard ». Les géniteurs de résistance à la Tavelure, dérivés du travail d'amélioration conduit à l'Université Purdue, Indiana (U. S. A.), sont issus soit de *M. floribunda 821*, soit de *Malus prunifolia 19651*. Ces deux sources de résistance sont à contrôle monofactoriel dominant. Les travaux de WILLIAMS, DAYTON et SHAY (1966) ont montré que les deux gènes occupent des sites identiques. La généalogie complète des parents utilisés est répertoriée sur le tableau 1. Au total, 8 000 pépins hybrides ont été obtenus.

Après une contamination provoquée en serre par un mélange d'une soixantaine de cultures monospores de *Venturia inaequalis*, les disjonctions observées ne se sont pas sensiblement écartées des proportions attendues : 50 p. 100 de plantes sensibles pour 50 p. 100 de plantes résistantes. Les semis résistants ont été élevés en serre dans des pots de tourbe jusqu'au mois de juin, puis repiqués en pépinière jusqu'à la fin de la saison de végétation. Dans le courant de l'hiver, ils ont été mis en place en verger à une distance de 2,2 mètres sur le rang, les distances entre-rangs étant alternativement de 2,5 mètres et 4 mètres. Au cours des premières années, les jeunes arbres ont fait l'objet des soins culturaux les plus aptes à favoriser leur croissance.

A partir de 3 ans, la sensibilité à l'Oïdium (*Podosphaera leucotricha*) a été notée au printemps et à l'automne. La note moyenne obtenue au cours de 3 années de forte pression du parasite permet l'élimination des semis les plus sensibles. MIHATSCH (1967) a montré que ce sont là les conditions minimales assurant une relation effective entre la sensibilité du jeune semis et celle de l'arbre adulte. Selon les croisements et les sujets, les premiers fruits apparaissent entre la quatrième et la septième année. DECOURTYE (1971) a signalé l'absence de corrélation entre les dimensions des tous premiers fruits qui marquent la fin de la période juvénile et celles des fruits portés trois ans plus tard. En conséquence, l'élimination des hybrides à petits fruits n'a lieu qu'après deux années d'observations concordantes des calibres à l'exclusion de la première fructification.

Dans l'optique d'une utilisation cidricole, deux exigences culturales particulières ont été retenues : l'époque de floraison des arbres et la saison de maturité des fruits. En effet, les variétés actuelles destinées à l'industrie fleurissent plus tard (15 jours à un mois) que les variétés de table.

Aussi bien pour échapper aux risques de gelées tardives que pour permettre la pollinisation par les cultivars déjà en place, seuls les hybrides de floraison postérieure à « Golden delicious » ont été conservés. En ce qui concerne la saison de maturité, on n'a retenu que les hybrides dont les fruits mûrissent après « Golden delicious ». Cette époque se situe sensiblement au début du mois d'octobre et correspond traditionnellement à l'ouverture de la campagne cidricole. Ce choix pourrait être à revoir soit en fonction d'un élargissement de la période de travail des industries soit en fonction d'un déplacement géographique des zones de production.

TABLEAU 1

Généalogie des géniteurs de résistance à la tavelure utilisés

Parentage of scab resistant hybrids used in crosses

Résistance de *M. floribunda 821* (Gène *Vf*)		
OR 32 T 41	=	(« Jonathan » × 26830-2) × « Delicious »
OR 38 T 17	=	(« Golden delicious » × 26829-2-2) × « Jonathan »
OR 52 T 37	=	« Crandall » × (« Golden delicious » × 26829-2-2)
OR 52 T 92	=	« Starking » × (« Golden delicious » × 26829-2-2)
OR 52 T 125	=	« Jonathan » × (« Golden delicious » × 26829-2-2)
OR 53 T 52	=	« Starking simpson's giant limb » × (« Golden delicious » × 26829-2-2)
OR 53 T 53	=	« Starking simpsons' giant limb » × (« Golden delicious » × 26829-2-2)
OR 54 T 170	=	« Golden delicious » × (« Golden delicious » × 26829-2-2)
OR 54 T 184	=	« Golden delicious » × (« Golden delicious » × 26829-2-2)
TNR 7 T 73	=	« Mc Intosh » × [(« Jonathan » × 26830-2) × « Delicious »]
TNR 7 T 153	=	« Jewett's red » × (« Jonathan » × 26829-2-2)
N 40 R 80 T 119	=	« Melrose » × (« Golden delicious » × 26829-2-2)
N 40 R 80 T 164	=	(« Golden delicious » × 26829-2-2) × « Jonathan »
N. B. : 26829-2-2 et 26830-2 sont deux semis frères qui proviennent en 2[e] génération du croisement de « Rome beauty » × *Malus floribunda 821*.		
Résistance de *M. prunifolia 19651* (Gène *Vf*)		
OR 30 T 34	=	« Starking » × (*M. prunifolia 19651* × « Twenty ozen »)
9 AR 2 T 17	=	« Delicious » × (« Wealthy » × *M. prunifolia 19651*)

Les étapes ultérieures de la sélection ont cherché à s'appuyer sur les caractéristiques représentatives de la qualité technologique des fruits. Après avoir pendant quelques années mesuré certains caractères chimiques des jus (acidité, teneur en matières sèches et en tanins) il est apparu que ces déterminations ne renseignaient pas sur le comportement des fruits au cours de la transformation et ne permettaient donc pas d'effectuer un choix efficace. Les observations qui sont finalement apparues les plus utiles ont porté sur des données plus générales telles que l'aspect de la râpure du fruit, le rendement en jus, l'odeur et la saveur des jus. Les déterminations ont porté sur des échantillons de 30 kg de fruits par hybride. Pour éliminer l'influence de l'état de maturité sur les critères choisis, en particulier l'aspect de la râpure, les fruits n'ont été travaillés qu'après disparition de l'amidon, ce stade étant défini par l'absence de coloration bleue de sections équatoriales de pommes trempées dans une solution iodo-iodurée. Après broyage, l'aspect de la râpure est noté 1, 3 ou 5 suivant l'échelle d'appréciation définie au tableau 2. Cette râpure, placée dans une toile, est ensuite pressée à l'aide d'une presse à main pendant 30 mn sous une pression de 4,5 kg/cm². Le rendement en poids du jus obtenu constitue le second critère de sélection. Après avoir noté l'odeur et la saveur du jus, la sélection des hybrides du point de vue technologique s'appuie sur les notes attribuées aux quatre critères : lorsque la somme des 4 notes est supérieure à 12, les hybrides correspondant sont écartés définitivement. Après cette première élimination et devant le grand nombre d'échantillons restant à étudier, une deuxième discrimination est ensuite opérée en ne tenant compte, cette fois, que des notes relatives à l'aspect de la râpure et au rendement en jus ; si cette somme est inférieure ou égale à 4, les hybrides sont considérés comme les plus satisfaisants et leurs moûts conservés pour étude ultérieure. En général, tous les arbres du groupe intermédiaire sont éliminés sauf ceux présentant des aptitudes culturales exceptionnelles.

Pour mieux préciser la valeur technologique des différents hybrides, il importait de connaître la composition des moûts. Une indication de la richesse en sucre est donnée par mesure de la densité à l'aide d'un aréomètre. L'extrait sec réduit a été calculé par différence entre l'extrait sec total (JAULMES et HAMELLE, 1956) et la teneur en sucres totaux (BERTRAND et THOMAS, 1910). C'est en effet un facteur admis de la qualité des jus et des cidres, car il leur apporte du « corps ». L'acidité, complétée par la mesure du pH, est exprimée en milli- équivalents par litre après titration à la soude en présence de l'indicateur de BURROUGHS (1946). Les tanins totaux ont été dosés selon la méthode classique de LOWENTHAL ; celle-ci, déjà utilisée par BRUGIRARD et TAVERNIER (1952) est basée sur l'oxydation par le permanganate de potassium des matières tannoïdes en milieu sulfurique très fortement dilué en présence de carmin d'indigo comme indicateur. Les résultats sont établis par référence à une courbe étalon construite avec de l'acide tannique. L'azote soluble du moût, c'est-à-dire après élimination des bourbes par centrifugation, a été déterminé par la microméthode Kjeldahl définie par l' « Association of Official Analytical Chemists » (1970) en utilisant toutefois comme catalyseur le mélange : sulfate de potassium, sulfate de cuivre, sélénium dans les rapports pondéraux 100-20-1. En plus des caractères classiques précédents, les substances pectiques et la vitamine C ont retenu notre attention. Les pectines totales ont été évaluées suivant la méthode de la Fédération Internationale des Producteurs de Jus de Fruits (ANONYME, 1964) après précipitation à l'éthanol et mesure de l'intensité de la coloration rouge résultant de l'addition d'acide sulfurique et de carbazole ; les résultats sont exprimés en mg d'acide anhydrogalacturonique par litre (mg AGA/l). La teneur en vitamine C (acide L-ascorbique plus acide déhydroascorbique) a été établie par la méthode utilisée par JACQUIN (1965) à l'aide de la N-bromosuccinimide.

TABLEAU 2

Définition et notation des caractères utilisés pour la sélection technologique

Definition and quotation of features used for technological purposes screening

Caractères	Définition	Notation
Aspect de la rapûre	Bon : identique à celui des pommes à cidre écrasées à bonne maturité	1
	Moyen : aspect de purée, mais ne colle pas à la toile	3
	Mauvais : aspect de purée, traverse la toile	5
Rendement en jus	Bon : supérieur à 70 p. 100	1
	Moyen : compris entre 65 et 70 p. 100	3
	Mauvais : inférieur à 65 p. 100	5
Odeur du jus	Bon : agréable	1
	Moyen : l'odeur ne ressort pas particulièrement	3
	Mauvais : l'odeur est mauvaise	5
Saveur du jus	Bon : le rapport sucre/acidité paraît équilibré	1
	Moyen : il y a excès de sucre ou d'acidité	3
	Mauvais : sans saveur	5

Pour apprécier les qualités cidrières des hybrides les plus satisfaisants, les moûts ont été mis en fermentation. Celle-ci s'effectue de la façon suivante : le moût est entonné dans une bonbonne et reçoit une addition de chlorure de calcium (360 mg/l — $CaCl_2$) destinée à régulariser la défécation et d'anhydride sulfureux (50 mg/l) afin de réduire la microflore. Après défécation, le moût limpide soutiré dans un autre récipient est isolé de l'air par une bonde hydraulique. La vitesse de fermentation est contrôlée régulièrement et le cidre mis en bouteille lorsque la fermentation a cessé.

II. — RÉSULTATS ET DISCUSSION

Le pourcentage d'hybrides éliminés en fonction des 4 premiers critères culturaux propres à la sélection de variétés à vocation industrielle figure au tableau 3. Quelques observations peuvent être faites concernant les aptitudes de certains géniteurs à transmettre telle ou telle caractéristique, en particulier lorsque l'un des parents est constant dans plusieurs combinaisons.

TABLEAU 3

Effectif retenu et fréquence d'élimination des hybrides résistants à la tavelure pour quatre caractéristiques culturales en vue de leur utilisation comme variétés à cidre

Number of scab resistant hybrids by progeny before and after screening for four agronomical features ; Relative frequencies of elimination for each character

Combinaison	Effectif résistant tavelure	Effectif retenu	Fréquences relatives d'élimination pour				
			Oïdium	Calibre	Floraison	Maturité	Total
1. « Jonathan » × OR 53 T 52	48	0	27	6	43	24	100
2. « Mc Intosh » × OR 53 T 52	89	1	10	0	42	47	99
3. « Mc Intosh » × OR 52 T 92	153	1	11	12	34	42	99
4. « Mc Intosh » × OR 53 T 53	119	1	21	34	31	13	99
5. « Mc Intosh » × TNR 7 T 153	117	0	22	2	66	0	100
6. « Wealthy » × OR 52 T 125	74	1	22	19	42	16	99
7. « Wealthy » × TNR 7 T 73	128	1	16	10	67	6	99
8. « Crandall » × N 40 R 80 T 119	49	4	23	12	43	14	92
9. « Crandall » × N 40 R 80 T 164	71	1	20	28	27	24	99
10. « Peasgood's Nonsuch » × OR 38 T 17	15	0	10	0	50	40	100
11. « Winter Banana » × OR 38 T 17	117	11	21	8	50	11	90
12. « Golden Delicious » × OR 38 T 17	496	70	31	13	36	6	86
13. « Golden Delicious » × OR 54 T 170	40	3	22	0	22	48	92
14. F 14 A 22 × 9 AR 2 T 17	71	3	21	29	15	31	96
15. 9 AR 2 T 17 × « Reinette clochard »	70	11	11	8	42	24	85
16. « La nationale » × TNR 7 T 153	158	35	49	1	28	0	78
17. « Reinette du Mans » × OR 38 T 17	225	62	26	12	23	11	72
18. « Reinette du Mans » × OR 32 T 41	219	22	12	36	29	13	90
19. « Reinette du Mans » × OR 52 T 37	294	42	20	10	36	20	86
20. « Reinette du Mans » × OR 54 T 184	374	67	31	10	31	10	82
21. « Reinette du Mans » × OR 30 T 34	95	24	8	6	34	26	74

C'est ainsi qu'en combinaison avec « Mc Intosh », les parents OR 53 T 52 et OR 52 T 92 confèrent un meilleur comportement à l'Oïdium que OR 53 T 53 ou TNR 7 T 153. Croisée avec TNR 7 T 153, « La nationale » transmet une sensibilité beaucoup plus marquée à ce parasite que « Mc Intosh ». Dans les croisements n^os^ 10, 11, 17 et 12 où OR 38 T 17 est un parent commun, la variété « Peasgood's nonsuch » fournit moins de semis sensibles (10 p. 100) que « Winter banana » (21 p. 100), « Reinette du Mans » (26 p. 100) ou « Golden delicious » (31 p. 100). Des petits calibres sont

obtenus avec OR 53 T 53, N 40 R 80 T 164, F 14 A 22 et OR 32 T 41. Des floraisons précoces sont conférées par TNR 7 T 153 et TNR 7 T 73. Les plus grandes fréquences des hybrides à maturité précoce se retrouvent d'une façon attendue dans les semis de variétés de maturité précoce ou moyenne.

Il résulte de ces éliminations que la plus grande partie des hybrides conservés pour l'analyse technologique provient de variétés locales de maturité très tardive (« Reinette du Mans », « Reinette clochard », « La Nationale ») et à un degré moindre, des variétés de maturité moyenne « Golden delicious » et « Winter banana ».

TABLEAU 4

Fréquence d'élimination des hybrides en fonction de leurs caractères technologiques

(Années 1969, 1970 et 1971)

Frequencies of elimination of hybrids according to their technological value

(Three years : 1969, 1970 and 1971)

Numéro du croisement	Combinaison	Effectif étudié	Effectif retenu	P. 100 retenu
11	« Winter banana » × OR 38 T 17	6	2	—
12	« Golden delicious » OR 38 T 17	28	16	57
15	« Clochard » × 9 AR 2 T 17	2	1	—
16	« La Nationale » × TNR 7 T 153	13	5	38
17	« Reinette du Mans » × OR 38 T 17	24	8	33
18	« Reinette du Mans » × OR 32 T 41	7	1	—
19	« Reinette du Mans » × OR 52 T 37	17	4	23
20	« Reinette du Mans » × OR 54 T 184	32	11	34
21	« Reinette du Mans » × OR 30 T 34	1	1	—
Total		130	49	37

L'application des critères technologiques de sélection aux 130 hybrides étudiés jusqu'à présent a permis d'établir le tableau 4. Sa lecture montre qu'il n'a été retenu que 37 p. 100 de l'effectif total. Trois géniteurs de résistance utilisés en combinaison avec la varité « Reinette du Mans » donnent des résultats comparables. Il est à remarquer que les semis de « Golden delicious » ont un comportement aussi satisfaisant que ceux de « Reinette du Mans ».

TABLEAU 5

Valeurs maximales, minimales et moyennes des jus de pommes issus des hybrides sélectionnés au cours des campagnes 1969, 1970 et 1971

Maxima, minimal and mean values obtained for different features obtained from juices analysis of selected hybrids

(Three years : 1969, 1970, 1971)

Déterminations	Nombre d'hybrides étudiés 3 (1969)			Nombre d'hybrides étudiés 12 (1970)			Nombre d'hybrides étudiés 36 (1971)		
	Valeurs			Valeurs			Valeurs		
	maximale	minimale	moyenne	maximale	minimale	moyenne	maximale	minimale	moyenne
Poids moyen du fruit (g)	131,2	88,0	115,9	163,0	62,5	127,8	248,0	52,0	100,0
Rendement en jus (%)	71,5	64,7	68,0	75,0	54,5	68,2	78,0	62,0	71,1
Densité à 20°C	1,0750	1,0673	1,0714	1,0750	1,0574	1,0649	1,0800	1,0560	1,0643
Extrait sec total (g/l)	191,4	177,0	184,6	179,9	143,7	159,3	206,7	148,6	168,8
Sucres totaux (g/l)	158,0	149,0	152,3	168,5	129,0	146,2	178,0	128,0	146,3
Extrait sec réduit (g/l)	39,1	28,5	33,8	26,0	16,7	21,0	29,7	15,1	22,4
pH	3,40	3,25	3,31	3,75	3,05	3,39	—	—	—
Acidité (méq./l)	138	121	129,6	185	56	104,0	196	51	92,0
Sucre/acidité	25	20	22,5	46	21	31,0	56	16	34,5
Tanin (g/l)	1,52	0,80	1,24	1,68	0,56	1,16	2,00	0,48	0,95
Azote total	168,0	99,0	131,0	152,0	33,5	80,7	221,0	31,0	80,9
Pectine totale (mg AGA/l)	—	—	—	—	—	—	542	16	200
Vitamine C (mg %)	—	—	—	—	—	—	21,9	4,4	9,8

TABLEAU 6

Valeurs maximales, minimales et moyennes des jus de pommes de trois cultivars usuels

(Moyennes d'au moins 10 échantillons sur plusieurs années)

Maxima, minimal and mean values obtained for different features obtained from juice analysis of three widespread cultivars

Déterminations	« Locard vert »			« Jaune de Vitré »			« Avrolles »		
	Valeurs			Valeurs			Valeurs		
	maximale	minimale	moyenne	maximale	minimale	moyenne	maximale	minimale	moyenne
Poids moyen du fruit (g)	174,0	131,6	137,0	66,0	38,9	52,8	70,0	41,3	59,3
Rendement en jus (p. 100)	79,5	74,3	76,1	69,8	64,8	65,4	72,5	68,5	71,0
Densité à 20°C	1,0615	1,0490	1,0547	1,0698	1,0530	1,0605	1,0605	1,0458	1,0555
Extrait sec total (g/l)	159,4	129,4	140,9	178,5	133,1	154,1	154,2	120,1	142,9
Sucres totaux (g/l)	137,4	111,7	119,3	147,2	114,4	130,4	128,2	96,0	115,2
Extrait sec réduit (g/l)	28,2	18,5	22,5	32,2	18,7	24,6	29,3	24,5	27,4
pH	3,50	3,05	3,30	3,40	3,10	3,20	3,20	2,85	3,01
Acidité (méq./l)	94	62	80	162	78	132	204	156	168
Sucre/acidité	35	16	28,0	31	18	24,5	15	10	13,5
Tanins (g/l)	2,24	0,80	1,30	1,92	1,28	1,57	1,00	0,64	0,83
Azote total (mg/l)	133,0	53,7	99,2	129,5	57,4	76,4	151,9	80,9	84,4

Le tableau 5 récapitule les valeurs maximales, minimales et moyennes des résultats analytiques des jus des hybrides retenus au cours des années 1969, 1970 et 1971. Bien que les valeurs extrêmes soient différentes d'une année à l'autre, on constate que les moyennes sont peu différentes, notamment en 1970 et 1971 étant donné le plus grand nombre d'échantillons. Le tableau 6, extrait d'une étude effectuée par la Station de Recherches cidricoles de Rennes (1971) fournit à titre comparatif les valeurs présentées par trois cultivars usuels. Par rapport aux cultivars de pommes à cidre actuels, les hybrides ont des fruits dont le poids moyen est sensiblement le double. Leurs moûts se caractérisent par une teneur élevée en sucres totaux de l'ordre de 146 g/l en moyenne. De même, l'extrait sec total est notablement plus important, ainsi que l'acidité de titration. La teneur en tanin est généralement faible et l'azote soluble total ne présente pas d'écart important.

Il faut signaler que les pommes à cidre sont actuellement divisées en 5 catégories : douce, douce-amère, amère, acidulée et aigre selon l'acidité de titration et la teneur en tanin de leur jus déterminées selon les méthodes déjà décrites. Le tableau 7 indique les caractéristiques de ces cinq catégories. Il existait deux autres catégories aigre-amère et amère-aigre, mais elles offrent peu d'intérêt et ont été éliminées lors de l'établissement de la dernière liste de variétés recommandées (1967). En règle générale, les produits cidricoles fermentés et distillés sont élaborés à partir d'un mélange des 3 premières catégories, tandis que les fruits acidulés et aigres servent à la fabrication des jus de pomme, des concentrés et des compotes. Tous les hybrides retenus dans cette étude se classent presque uniquement dans les catégories acidulée et aigre (respectivement 43 p. 100 et 47 p. 100 de l'effectif). Ces résultats nous permettent de dire que ces pommes sont utilisables pour relever l'acidité particulièrement faible des moûts de certaines régions, mais ne peuvent pas servir à l'élaboration de cidre en l'état, car leurs produits de fermentation se caractérisent toujours par une forte teneur en éthanol et en acidité de titration. Par contre, elles fournissent une excellente matière première pour les concentrés de jus de pomme auxquels une forte acidité est demandée, et pour les jus de pommes en ramenant par coupage le rapport sucre/acidité aux environs de 25 (le sucre est exprimé en g/l et l'acidité en g d'acide sulfurique/l). Ce rapport est en effet considéré comme l'optimum nécessaire à l'élaboration de jus adaptés au goût des consommateurs français.

TABLEAU 7

Caractéristiques des diverses catégories de fruits à cidre

Classification of cider apple varieties according to the acidity and tanins' amounts of their juices

Catégorie	Acidité (méq./l)	Tanin (g/l)
Douce	Inférieure à 60	Inférieur à 2
Douce-amère	Inférieure à 60	Compris entre 2 et 3
Amère	Inférieure à 60	Supérieur à 3
Acidulée	Comprise entre 60 et 92	Inférieur à 2
Aigre	Supérieure à 92	Inférieur à 2

Afin de réduire le nombre déjà important d'hybrides sélectionnés et dans le but de faciliter les traitements technologiques, nous avons porté notre attention en 1971 sur la teneur des moûts en substances pectiques et en vitamine C.

Les pectines présentes dans le jus conditionnent la brillance. Industriellement la clarification s'effectue par destruction des substances pectiques à l'aide d'une préparation commerciale d'enzymes pectinolytiques, suivie d'une précipitation des colloïdes à la gélatine précédant une filtration serrée sur Kieselguhr. Ces opérations sont d'autant plus longues, coûteuses et aléatoires que la teneur des jus de pomme en pectines est importante. Il serait donc avantageux de choisir parmi les hybrides sélectionnés ceux qui laissent passer le moins possible de pectine dans le jus de pression.

Si du point de vue nutritionnel, la vitamine C est nécessaire à l'homme (ses besoins quotidiens variant entre 30 et 180 mg) son rôle au cours de la fabrication des jus n'est pas négligeable. Étant donné que les jus de coloration pâle sont recherchés, il faut les empêcher de brunir. Au cours du pressurage le brunissement du jus est dû à l'action des polyphénoloxydases qui oxydent les ortho-diphénols en dérivés ortho-quinoniques qui formeront par condensation des produits bruns responsables de cette variation de couleur. Tant que la teneur en vitamine C est suffisante, les composés ortho-quinoniques sont réduits à la forme ortho-phénolique et le jus reste clair.

CONCLUSION

Le verger cidricole actuel est constitué d'un nombre important de variétés locales sélectionnées empiriquement au cours des temps. Traditionnellement, il ne fait pas l'objet de traitements antiparasitaires. Dans la perspective d'une reconstitution partielle de certaines plantations, il nous paraît d'autant plus utile de pouvoir disposer à brève échéance de sélections résistantes aux principaux parasites du Pommier. En même temps, des caractéristiques culturales de floraison et de maturité tardives ont été retenues de telle sorte que ces nouveautés puissent s'insérer dans les plantations actuelles.

Des analyses technologiques s'appuyant sur des caractères physiques immédiatement perceptibles (aspect de la rapûre, rendement en jus, odeur et saveur du jus) ont servi de support à la phase suivante de sélection. Il est apparu à ce stade que les hybrides dont nous disposions se classaient essentiellement dans les catégories acidulées ou aigres. Ces caractéristiques les orientent vers une utilisation en jus de fruits frais ou concentré. Dans cette optique, les travaux sont poursuivis pour parfaire la sélection à l'aide de critères plus fins susceptibles d'assurer un choix encore plus rigoureux des hybrides sur le plan de leur valeur technologique. Par exemple, on cherche ainsi à améliorer la conservation de la couleur initiale des jus et à faciliter certaines techniques de fabrication comme la clarification.

Dans le même temps, des vergers expérimentaux vont être établis dans les différentes régions cidricoles, de façon à préciser les aptitudes culturales des hybrides retenus, notamment en ce qui concerne la productivité et la régularité de la production.

Reçu pour publication en août 1973.

SUMMARY

SELECTION OF SCAB RESISTANT APPLE VARIETIES FOR CIDER AND JUICE PRODUCTION

Twenty one combinations have been made over the years 1961 to 1964 between 11 parents producing high quality fruits and 15 scab resistant hybrids. Parentage of these hybrids is given table 1, and the list of crosses is on table 3.

Though the initial aim was dessert apple improvement, it appears possible later on to select apple trees suitable for industrial use. In a first step, special attention has been paid to mildew resistance, size of fruits, late blooming and late maturing. Frequencies of seedlings discarded for these characters are shown in table 3. The next step of selection has been made after technological tests, quotations of which are given table 2. Screening for these characters has allowed elimination of 75 p. 100 of the remaining hybrids (table 4). Results of juice analysis are consigned in table 5. They show that most of the selections belong to the medium and full-sharp groups. So they may provide convenient raw material for fresh juice or concentrate.

Now, researches are focused on pectine and vitamine C level, which may be important factors in keeping juice clear. All together, experimental orchards will be planted in cider apple trees areas in order to provide information on amount and steadiness of crops.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANONYME, 1964. *Détermination de la pectine.* Fédération Internationale des Producteurs de Jus de Fuits. Brochure n° 26.

BERTRAND G., THOMAS P., 1910. *Guide pour les manipulations de chimie biologique*, 67-79, Dunod, Paris.

BRUGIRARD A., TAVERNIER J., 1952. Les matières tannoïdes dans les cidres et les poirés. *Ann. Technol. agric.*, **1**, 311-343.

BURROUGHS L. F., 1946. The determination of the titrable acidity of apple juice and cider. *Agric. hort. Res. Stat. Long Ashton, Ann. Rep.*, 127-132.

DECOURTYE L., 1971. Réflexions sur les possibilités de sélection précoce en amélioration du Pommier. *Eucarpia Proc. Angers Fruit Breeding Symp.*, Sept. 14-18, 1970, 131-143.

HORWITZ W. (ed.), 1970. *Official Methods of Analysis of the Association of Official Analytical Chemists.* Association of official analytical chemists, 11e ed., Washington D. C., p. 858.

JACQUIN P., 1965. La vitamine C dans la cerise. *Ann. Technol. agric.*, **14**, 157-165.

JAULMES P., HAMELLE G., 1956. In GAUTIER J. A., *Mises au point de chimie analytique pure et appliquée et d'analyse bromatologique*, 35-56, 4e série. Masson et Cie, Paris.

MITHATSCH H., MILDENBERGER G., 1967. Beiträge zur Vererbung der Mehltauresistenz bei *Malus.* III. Beobachtungen zum Frühselektionsproblem. *Züchter*, **37**, 25-32.

REMY P., DECOURTYE L., 1962. État d'avancement des recherches sur l'amélioration du Pommier pour la résistance à la Tavelure. *Ann. Amélior. Plantes*, **12**, 219-244.

STATION DE RECHERCHES CIDRICOLES, 1971. *Étude technologique de variétés de pommes à cidre.* Comité des fruits à cidre et des productions cidricoles, Paris, 56 p.

WILLIAMS E., DAYTON D. F., SHAY J. R., 1966. Allelic genes in *Malus* for resistance to *Venturia inaequalis. Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **88**, 52-56.

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (2), 127-151.

ÉTUDE DE L'HÉRÉDITÉ DE LA RÉSISTANCE DE L'AUBERGINE (*SOLANUM MELONGENA* L.) A L'ANTHRACNOSE DES FRUITS (*COLLETOTRICHUM GLOEOSPORIOIDES* F. SP. *MELONGENAE* PENZIG FOURNET)

F. KAAN

avec la collaboration technique

de G. JACQUA [1], J. MANYRI, G. GELABALE et C. VINCENT

Station d'Amélioration des Plantes

Centre de Recherches agronomiques Antilles-Guyane, I. N. R. A.,

97170 Petit Bourg

RÉSUMÉ

Un gène dominant de résistance à l'Anthracnose a été trouvé chez deux origines d'Aubergine. La résistance est en voie d'incorporation au matériel sélectionné aux Antilles françaises en vue de production pour l'exportation vers les pays tempérés.

INTRODUCTION

En Martinique et Guadeloupe, la culture de l'Aubergine en vue de l'exportation en Métropole à contre saison représente une production importante (plusieurs milliers de tonnes par an). L'Anthracnose des fruits (*Colletotrichum gloeosporioides* f. sp. *melongenae* PENZIG FOURNET) cause des dégâts importants pendant la culture et le transport (FOURNET, 1973 *a*). Les traitements fongicides de la culture et les trempages au conditionnement permettent de limiter considérablement les pertes (FOURNET, 1973 *b*). La résistance variétale est une forme de lutte plus propre et plus économique. De nombreuses variétés locales ou introduites aux Antilles ne présentent que peu ou pas de taches sur les fruits dans les collections que nous avons observées. Il s'agit en particulier de « Aranguez », « Calebasse », « Cayenne », « Rosita », « Zébrina ». La

[1] Station de Pathologie végétale du C. R. A. A. G.

résistance des 3 dernières variétés a été vérifiée en inoculation artificielle (FOURNET, 1973 *b*). Ces variétés sont très différentes tant par leur origine que par leurs caractères de production, de qualité des fruits et de résistance aux maladies. Cela laisse supposer que la résistance à l'Anthracnose doit pouvoir être incorporée au sein de génotypes présentant par ailleurs les qualités désirées par les producteurs.

MATÉRIEL VÉGÉTAL

Deux géniteurs de résistance ont été choisis :

a) une origine de l'Ile de la Trinité, « Aranguez », choisie parmi une collection d'introductions régionales, présente des fruits allongés et très foncés qui devraient être bien acceptés par le marché français. Cependant, les fruits sont mous, donc mal adaptés au transport, la résistance au flétrissement bactérien (*Pseudomonas solanacearum*) est insuffisante et la production est trop tardive.

b) une lignée tirée d'un lot commercial « Zébrina » hétérogène pour les caractères du fruit. Elle est précoce, productive, bien adaptée au goût des Antilles françaises, cependant elle est insuffisamment résistante au flétrissement bactérien. De plus la forme intermédiaire (entre longue et globuleuse) et la couleur blanche zébrée de mauve clair du fruit ne sont pas encore bien acceptées en France métropolitaine.

Les parents sensibles utilisés sont :

a) la lignée L 17 (origine Irat-Martinique) proche de « Florida Market » mais qui présente un niveau élevé de résistance au flétrissement bactérien. C'est la principale variété actuellement cultivée en Martinique et Guadeloupe.

b) une lignée violette longue française, précoce, bien adaptée au goût du marché français mais sensible aux maladies sévissant aux Antilles (flétrissement bactérien, Phomopsis (*P. vexans*), Anthracnose).

c) SM 164 originaire de Ceylan, géniteur de résistance au flétrissement bactérien, utilisée par l'Irat-Martinique. Il s'agit d'une variété longue violette très pâle à chair blanche, insuffisamment colorée pour l'exportation.

TECHNIQUES D'INOCULATION ARTIFICIELLE

On élimine les fruits trop jeunes (moins de 12 cm en pratique) qui sont trop sensibles et les fruits trop âgés qui le sont insuffisamment. Ils sont percés de 30 trous d'aiguille avant inoculation. L'inoculum est préparé à partir d'une inoculation primaire sur fruits de L 17. Une semaine après l'inoculation primaire 20 cm^2 de taches sont broyés avec 100 ml d'eau distillée. L'inoculum est pulvérisé (appareil du type Vilbiss) sur les fruits disposés sur une table, en prenant soins que les gouttelettes frappent la zone piquée, 1 ml d'inoculum par fruit est suffisant. Après inoculation, les fruits sont maintenus sous humidité saturante à l'aide d'une cage en film de polyéthylène et aussi grâce à des pulvérisations d'eau répétées. L'ombrage est d'environ 80 p. 100 dans un hangar aéré. Le nombre de taches qui ont visiblement sporulé est noté 4 jours après inoculation.

RÉSULTATS

A. — *Résistance des hybrides* F_1

En inoculation artificielle l'hybride F_1 « Zébrina » × « Violette longue » (FOURNET, 1973 *b*) et l'hybride F_1 « Aranguez » × L 17 (MESSIAEN, BEYRIES et JACQUA, 1972 données non publiées) ont montré un niveau de résistance très élevé, égal à celui des parents résistants respectifs qui étaient inclus dans les 2 essais.

B. — *Résistance des générations en ségrégation*

1. F_2 « *Aranguez* » × *L 17* et *1er rétrocroisement* (« Aranguez » × L 17) × L 17.

2 fruits au moins ont été inoculés pour chaque plante. La moyenne des logarithmes décimaux du nombre de taches par fruits est notée. On attribue la valeur conventionnelle 0 aux fruits sans tache. Aucune tache supplémentaire n'est comptée au-delà de 40. Environ 100 fruits par semaine ont été inoculés pendant 2 mois. A chaque inoculation, 6 fruits de chaque parent sont inoculés dans les mêmes conditions. Les moyennes des logarithmes du nombre de taches des fruits des parents sont indiquées sur l'histogramme ci-joint (fig. 2) par des flèches.

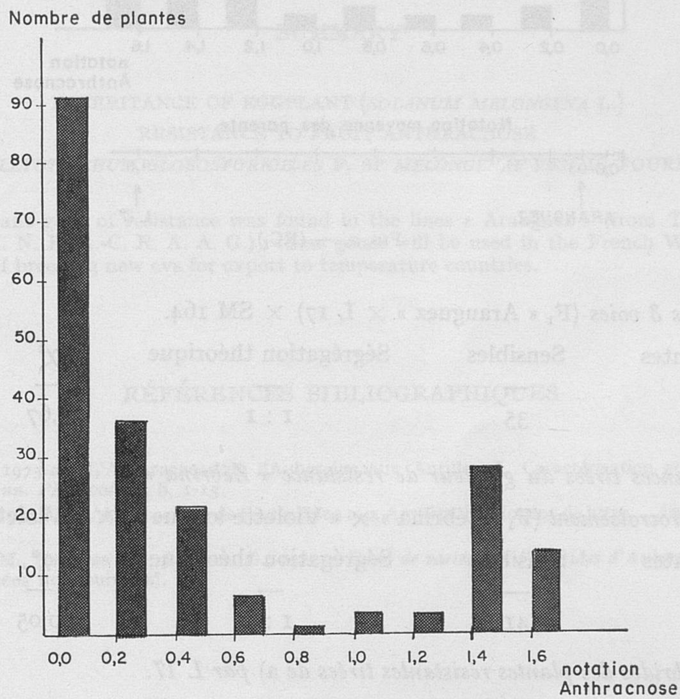


FIG. 1. — (F_2)

L'aspect des distributions suggère l'hypothèse d'un gène dominant de résistance. Si l'on décide de placer entre 0,7 et 0,8 la limite entre plantes résistantes et sensibles cela donne la ségrégation suivante :

	Résistantes	Sensibles	Ségrégation théorique	χ^2	P
	—	—	—	—	—
F_2	157	51	3 : 1	0,03	0,83
RC_1	54	52	1 : 1	0,04	0,85

D'autres descendances en ségrégation ont été étudiées en inoculation artificielle. Le nombre de fruits notés par plante est variable, les critères de différenciation entre plantes sensibles et résistantes sont analogues.

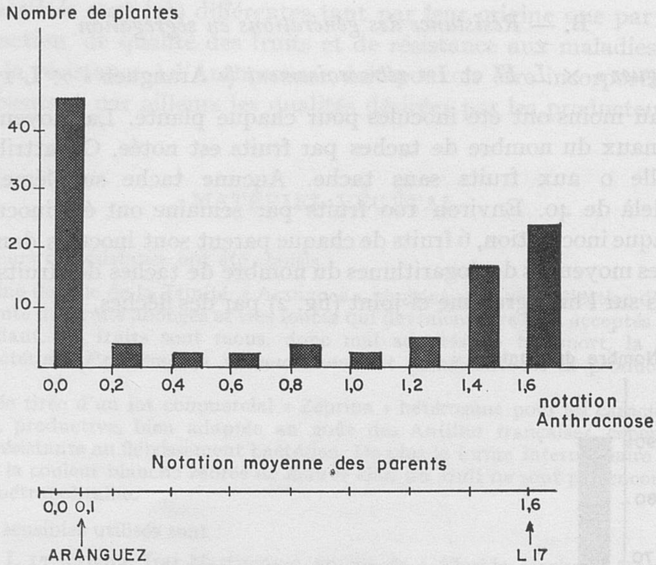


FIG. 2. — (RC_1)

2. *Hybrides 3 voies* (F_1 « Aranguez » × L 17) × SM 164.

Résistantes	Sensibles	Ségrégation théorique	χ^2	P
25	35	1 : 1	1,67	0,20

3. *Descendances tirées du géniteur de résistance « Zébrina ».*

a) *1er rétrocroisement* (F_1 « Zébrina » × « Violette longue ») × « Violette longue ».

Résistantes	Sensibles	Ségrégation théorique	χ^2	P
39	41	1 : 1	0,05	0,81

b) *Hybrides des plantes résistantes tirées de* a) *par L 17.*

Résistantes	Sensibles	Ségrégation théorique	χ^2	P
45	36	1 : 1	1,00	0,30

DISCUSSION ET CONCLUSION

L'hypothèse d'un gène majeur dominant de résistance émise au vu des résultats obtenus dans l'étude détaillée du croisement « Aranguez » × L 17 paraît donc confirmée dans toutes les descendances qui ont été étudiées. Il reste bien sûr à établir si le gène de « Zébrina » est allèle de celui d' « Aranguez ».

Des caractères supplémentaires de résistance apparaissent sans doute dans la F_2 « Aranguez » × L 17 car le niveau moyen d'infection des plantes F_2 sensibles semble nettement inférieur à celui de L 17. Aucune liaison n'a encore été mise en évidence entre la résistance à l'Anthracnose et un défaut quelconque chez les plantes en sélection. L'incorporation de ces gènes de résistance à l'Anthracnose dans des types variétaux productifs, adaptés à l'exportation et résistants aux maladies sévissant aux Antilles est poursuivie.

Reçu pour publication en juin 1973.

SUMMARY

INHERITANCE OF EGGPLANT (*SOLANUM MELONGENA* L.) RESISTANCE TO FRUIT ANTHRACNOSE (*COLLETOTRICHUM GLOEOSPORIOIDES* F. SP *MELONGENAE* PENZIG FOURNET)

A dominant gene of resistance was found in the lines « Aranguez » (from Trinidad) and « Zebrina » (I. N. R. A.-C. R. A. A. G.) ; these genes will be used in the French West Indies in the purpose of breeding new cvs for export to temperature countries.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

FOURNET J., 1973 *a*. L'Anthracnose de l'Aubergine aux Antilles. I. Caractérisation et spécificité du parasite. *Ann. Phytopathol.*, **5**, 1-13.

FOURNET J., 1973 *b*. L'Anthracnose de l'Aubergine aux Antilles. II. Moyens de lutte. *Ann. Phytopathol.* **5**, 15-25.

MESSIAEN C. M., BEYRIES A., JACQUA G., 1972. *Essai de variétés et d'hybrides d'Aubergine en Guadeloupe.* (données non publiées).

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (2), 133-143.

ANALYSE STATISTIQUE DU CARYOTYPE D'*AEGILOPS VENTRICOSA* TAUSCH

Françoise DOSBA et Yvonne CAUDERON*

avec la collaboration technique d'Anne-Marie TANGUY

Station d'Amélioration des Plantes
Centre de Recherches de Rennes, I. N. R. A.,
65, rue de Saint-Brieuc
35042 Rennes Cedex

* *Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes*
Centre national de Recherches agronomiques, I. N. R. A.,
78000 Versailles

RÉSUMÉ

Dans le caryotype d'*Ae. ventricosa* TAUSCH, deux paires seulement sont identifiables avec une sécurité absolue, l'une par sa très petite taille, l'autre par la présence d'une constriction secondaire. L'analyse statistique effectuée sur les mesures de ces chromosomes (indice centromérique, surface relative) autorise la distinction des douze autres paires de cette espèce. Les chevauchements entre les aires de distribution des différents types sont suffisamment réduits pour permettre l'identification des chromosomes.

I. — INTRODUCTION

L'*Aegilops ventricosa* TAUSCH ($2n = 28$) est une espèce intéressante pour l'amélioration du Blé car elle possède un niveau élevé de résistance au Piétin-verse (*Cercosporella herpotrichoides* FRON), alors qu'on n'a pas trouvé au sein du genre *Triticum* L. (*sensu stricto*), un niveau de résistance suffisant en cas de forte attaque.

Jusqu'à présent, et en dépit des efforts tentés (KIMBER, 1967 ; N. MAIA, 1967), il n'a pas été possible de transférer la totalité des gènes de résistance d'*Ae. ventricosa* sur des blés directement utilisables en culture. Une bonne connaissance du déterminisme génétique de la résistance d'*Ae. ventricosa* au parasite est probablement indispensable. Il s'agit tout d'abord de préciser le nombre et la nature des facteurs en cause et, le cas échéant, de les localiser sur les chromosomes et dans les génomes.

Notre objectif est d'isoler une série de lignées d'addition disomique dans

lesquelles chacune des paires de chromosomes d'*Ae. ventricosa* sera ajoutée au stock chromosomique complet d'un blé dur (*Triticum turgidum* L. MK., $2n = 28$) et d'étudier leur comportement vis-à-vis du parasite.

L'identification des lignées, ainsi que leur utilisation ultérieure dans les programmes de sélection, peuvent être facilitées par une analyse préalable de la morphologie de chacune des paires de chromosomes de la souche d'*Ae. ventricosa* impliquée dans les croisements.

Des caryotypes d'*Ae. ventricosa* ont déjà été établis par CHENNAVEERAIAH (1960) et par TANAKA (1969) en vue de déterminer l'origine phylogénétique de cette espèce. Nous avons été amenées à reprendre ces travaux et à les approfondir pour les raisons suivantes :

— les méthodes employées par ces deux auteurs ne sont pas très précises : pas de mesures dans un cas, appariement *a priori* des chromosomes dans l'autre ;

— l'existence d'un polymorphisme chromosomique au sein d'une espèce assez diversifiée (CHENNAVEERAIAH, 1960) n'est pas à exclure ;

— la morphologie des chromosomes peut subir quelques modifications par suite de leur transfert dans un contexte génétique nouveau (BHATTACHARYYA *et al.*, 1961 ; EVANS *et al.*, 1960 ; HENNEN, 1962). L'identification des lignées d'addition disomique d'après ce critère implique donc une *parfaite* connaissance du caryotype des espèces parentes.

Rappelons que la formule génomique d'*Ae. ventricosa*, établie par KIHARA *et al.*, 1951, est $\frac{D\ M^v}{D\ M^v}$. D proviendrait de l'*Ae. squarrosa* L. et M^v serait très proche du génome M^u d'*Ae. uniaristata* VIS. partiellement homologue de D (KIHARA, 1954 ; MATSUMOTO *et al.*, 1942 ; 1957 ; TANAKA, 1969).

Dans le schéma évolutif défini par ZOHARY et FELDMANN (1962), D serait donc le génome de base peu modifié par rapport au génome ancestral, et M^v serait un génome « mixte » issu de la recombinaison des chromosomes de divers *Aegilops* apparentés à D.

La présente publication rend compte d'une méthode que nous avons mise au point dans cette optique, et des résultats obtenus pour une souche d'*Ae. ventricosa* utilisée dans notre programme de sélection.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cette étude a été réalisée sur *Ae. ventricosa* TAUSCH. var. *comosa* COSS. (n° vent. 10 de notre collection) fourni par le Muséum d'Histoire naturelle de Paris.

Les préparations microscopiques ont été réalisées à partir de méristèmes primaires de racines colorés par la réaction nucléale de Feulgen selon une technique déjà décrite (CAUDERON, 1965). Après examen des préparations, seules les plaques métaphasiques complètes, bien étalées, et aussi planes que possible ont été sélectionnées et photographiées. Parmi celles-ci, les dix-huit meilleures seulement ont été retenues en vue d'une analyse plus approfondie.

Chaque chromosome pouvant être défini par sa longueur et par la position de son centromère, nous avons, à partir de dessins réalisés par projection de négatifs photographiques (grossissement total : environ 10^4), effectué les mesures suivantes :

— la longueur du bras long L_l,
— la longueur du bras court L_c,
— éventuellement la longueur du satellite L_s,
— la longueur totale $L_t = L_l + L_c + (L_s)$.

Les zones de constrictions primaire ou secondaire n'ont pas été comprises dans les mesures.

A partir de ces mesures nous avons déterminé, pour chaque chromosome :

— l'indice centromérique $I_c = \frac{L_l}{L_t}$

— la longueur relative $L_r = \frac{L_t}{\Sigma L_t} \times 28$

(ΣL_t représentant la somme des longueurs totales des chromosomes d'une cellule et $\frac{\Sigma L_t}{28}$ la longueur moyenne d'un chromosome).

Pour des raisons qui seront exposées au chapitre suivant, nous avons dû introduire un nouveau paramètre.

— la surface relative

$$S_r = \frac{S_t}{\Sigma S_t} \times 28$$

(S_t représentant la surface totale d'un chromosome, mesurée au planimètre dans les conditions précisées pour les longueurs, ΣS_t la somme des surfaces des chromosomes de la cellule, et $\frac{\Sigma S_t}{28}$ la surface moyenne d'un chromosome).

Pour identifier les différents types de chromosomes, nous avons utilisé la nomenclature de LEVAN *et al.*, (1964), en effectuant les corrections nécessitées par la définition choisie pour l'indice centromérique : $\left(\frac{L_l}{L_t} \text{ plutôt que } \frac{L_c}{L_t}\right)$. Ainsi, les chromosomes métacentriques (M), submétacentriques (SM) et subtélocentriques (ST), seuls représentés dans ce caryotype, correspondent respectivement à une valeur de I_c variant de 0,50 à 0,63, de 0,63 à 0,75 et de 0,75 à 0,87.

III. — RÉSULTATS

A. — *Analyse des plaques métaphasiques*

L'examen approfondi des 18 plaques métaphasiques permet de rattacher le caryotype d'*Ae. ventricosa* au type asymétrique tel qu'il a été défini par STEBBINS (1971, p. 88 *et sq*).

La longueur relative varie entre 0,62 et 1,37, la surface relative entre 0,58 et 1,30 et la position du centromère est médiane, submédiane et subterminale.

En dépit de cette asymétrie du caryotype et bien que l'ensemble des chromosomes soit de grande taille, un simple examen des plaques métaphasiques ne permet pas de les identifier tous avec certitude. En effet, la longueur des chromosomes et la position de leur centromère varient insensiblement ; il serait arbitraire d'assembler deux à deux les 28 éléments du caryotype pour former les 14 paires.

Cependant, parmi les chromosomes métacentriques, on reconnaît aisément deux paires (*a* et *b*, *cf.* planche I, fig. 1) :

— l'une d'elles, (*a*), possède un satellite et les chromosomes qui la constituent sont de grande taille ; les valeurs moyennes calculées pour les trois paramètres sont respectivement $\bar{L}_r = 1{,}17$: $\bar{S}_r = 1{,}12$; $\bar{I}_c = 0{,}59$;

— l'autre, (*b*), se distingue uniquement par la petite taille de ses chromosomes. Ses caractéristiques sont les suivantes : $\bar{L}_r = 0{,}67$; $\bar{S}_r = 0{,}69$; $\bar{I}_c = 0{,}58$.

B. — *Analyse statistique*

L'appariement « visuel » (méthode dite des paires ; TURPIN et LEJEUNE, 1965) s'étant avéré incertain, nous avons tenté d'utiliser une analyse statistique pour préciser les paramètres des différents types de chromosomes en vue de les identifier.

Pour les paramètres L_r, S_r et I_c, nous avons essayé de comparer les variances portant sur les deux paires de chromosomes (*a*) et (*b*) parfaitement repérables. Cette comparaison n'a pas été possible pour L_r, les distributions n'étant pas normales (test de la droite de HENRY ; MORICE, 1972). Par ailleurs, la variance de L_r *a* était très grande, ce qui s'explique peut-être par le fait que les erreurs sont plus importantes sur les chromosomes longs, qui sont souvent courbes avec des chromatides « torsadées ». Il est également possible que la vitesse de contraction des chromosomes varie en fonction de leur longueur, le degré de contraction maximum étant plus rapidement atteint chez les chromosomes courts.

Par contre, les distributions étant normales pour S_r et I_c, nous avons établi, pour ces paramètres, une comparaison des variances portant sur les paires de chromosomes (*a*) et (*b*) (tabl. I).

TABLEAU I

Comparaison des variances observées dans les paires a (III) *et* b (XIV) *pour les paramètres S_r et I_c*

$s^2 \times 10^4$		F	F 0,01
I_c *a* (III)	6,43	1,81	2,30
I_c *b* (XIV)	11,67		
S_r *a* (III)	52,02	2,06	2,30
S_r *b* (XIV)	25,22		

L'homogénéité des variances n'étant pas démentie par le test F au seuil 1 p. 100, on peut admettre que les variances communes s_c^2 (S_r *a*, *b*) et s_c^2 (I_c *a*, *b*) sont une estimation des variances s^2 S_r et s^2 I_c de tous les chromosomes.

Pour identifier les différentes paires de chromosomes, nous avons défini douze classes (deux étant déjà définies) correspondant à douze cases d'un tableau à deux dimensions (S_r et I_c) de façon à ce que les vingt-quatre chromosomes non identifiés puissent s'intégrer dans l'une ou l'autre classe. Les intervalles de classe sont toujours au moins égaux à 2 s_c (S_r *a*, *b*) = 0,12 et 2 s_c (I_c *a*, *b*) = 0,06. On obtient ainsi une répartition des chromosomes observés dans les dix-huit plaques qui ne coïncide pas exactement avec la répartition uniforme qui devrait faire trouver 36 chromosomes dans chaque classe.

Les effectifs sont les suivants :

36, 35, 36, 35, 32, 37, 33, 35, 41, 35, 36, 40, 36, 36.

Nous avons calculé pour chaque classe $\bar{I}_c$, sI_c, $\bar{S}r$ et s Sr et nous avons vérifié que les écarts-types ainsi calculés étaient du même ordre de grandeur que s_c I_c et s_c Sr. Puis nous avons établi un diagramme de dispersion en reportant les mesures obtenues pour chaque chromosome individuel sur un graphique dont les abscisses représentaient la surface relative et les ordonnées l'indice centrométrique. Nous avons ensuite encadré les nuages de points les plus denses par des ellipses ayant pour grand axe 2 s_c (Sr a, b) = 0,12 et pour petit axe 2 s_c (Ic a, b) = 0,06 et un centre défini par les $\bar{I}c$ et les $\bar{S}r$ de chaque classe.

C. — *Résultats*

Les résultats résumés figure 3 et tableau 2 montrent qu'on peut arriver à une représentation graphique des quatorze paires de chromosomes d'*Ae. ventricosa* d'après les mesures faites sur un ensemble de plaques, sans apparier *a priori* les chromosomes de chaque cellule.

TABLEAU 2

*Paramètres des 14 paires de chromosomes d'*Ae. ventricosa

Paire	Surface relative moyenne ± *s*	Indice centromér. moyen ± *s*	Type
I	1,23 ± 0,06	0,52 ± 0,01	M
II	1,14 ± 0,06	0,79 ± 0,01	ST
III (*a*)	1,12 ± 0,07	0,59 ± 0,03	M
IV	1,11 ± 0,06	0,58 ± 0,02	M
V	1,07 ± 0,04	0,52 ± 0,02	M
VI	1,06 ± 0,06	0,64 ± 0,02	SM
VII	1,04 ± 0,08	0,71 ± 0,03	SM
VIII	1,00 ± 0,07	0,75 ± 0,01	ST
IX	0,98 ± 0,06	0,79 ± 0,02	ST
X	0,95 ± 0,06	0,62 ± 0,03	M
XI	0,88 ± 0,07	0,52 ± 0,02	M
XII	0,84 ± 0,07	0,59 ± 0,02	M
XIII	0,84 ± 0,05	0,64 ± 0,03	SM
XIV (*b*)	0,69 ± 0,05	0,58 ± 0,03	M

Les chromosomes ont été classés et numérotés de I à XIV par ordre de surface relative décroissante ; ce classement fait prendre aux paires (*a*) et (*b*) marquées cytologiquement et utilisées comme témoins les n[os] III et XIV.

Des chevauchements dans les aires de dispersion sont observés pour les paires VI et X, VII et VIII, VIII et IX, XII et XIII, III et IV. Il faut noter toutefois leur faible importance, sauf dans le cas du dernier couple III-IV, qui implique la paire de chromosomes à satellites, dont l'identification est par ailleurs indiscutable.

Quoiqu'il en soit nous avons pu établir le caryogramme (fig. 4) et présenter

le caryotype (planche I, fig. 2) en fonction des données du tableau 3, dans lequel nous avons fait intervenir la surface, en calculant une largeur moyenne $l = \frac{\bar{S}_t}{\bar{L}_t}$ pour chacun des chromosomes.

TABLEAU 3

Caractéristiques [1] *des quatorze paires de chromosomes d'*Ae. ventricosa *ayant servi à l'établissement du caryogramme*

Paire	Largeur moyenne	Longueur moy. du bras long	Longueur moy. du bras court	Longueur moy. du satellite	Longueur moy. totale
I	1,83	3,61	3,24		6,85
II	1,81	5,04	1,36		6,40
III	1,66	4,01	1,92	0,94	6,87
IV	1,75	3,69	2,71		6,40
V	1,70	3,43	3,06		6,49
VI	1,79	3,95	2,23		6,18
VII	1,65	4,38	1,89		6,27
VIII	1,72	4,43	1,51		5,94
IX	1,64	4,88	1,31		6,19
X	1,73	3,60	2,18		5,78
XI	1,68	2,90	2,53		5,43
XII	1,63	3,46	1,97		5,43
XIII	1,62	3,15	2,14		5,29
XIV	1,70	2,30	1,79		4,09

[1] En centimètres après agrandissements d'environ 10^4

IV. — DISCUSSION ET CONCLUSION

La comparaison de ces résultats avec ceux de CHENNAVEERAIAH (1960) et TANAKA (1969) révèle quelques désaccords. En effet, dans la classification des chromosomes par longueur décroissante, CHENNAVEERAIAH accorde la cinquième place au chromosome à satellite, alors que nous le plaçons en troisième position pour la surface relative. Par ailleurs, des cinq paires à centromère, submédian, subterminal (n° 3, 7, 9, 10 et 11) définies par cet auteur, quatre surtout sont évidentes dans notre caryogramme et elles occupent les rangs II, VII, VIII et IX. D'autre part, en utilisant les normes définies par LEVAN, FREGDA et SANDBERG (1964), TANAKA fait apparaître une paire de chromosomes subtélocentriques et deux paires de chromosomes submétacentriques, alors que nous avons trouvé trois paires de chaque type.

Nos résultats expliquent en partie les désaccords observés dans le classement des chromosomes. Tout d'abord, nous avons montré que l'asymétrie du caryotype constatée au simple examen des plaques métaphasiques, n'était qu'apparente car les différences observées entre les paires voisines sont souvent minimes. On peut

supposer, étant donnée la structure génomique de cette espèce, que certaines paires de chromosomes présentent une grande similitude. De plus, les mesures géométriques ne permettent pas obligatoirement l'identification des chromosomes.

En répartissant les chromosomes à partir d'un ensemble de plaques, nous avons augmenté la précision des estimations des valeurs réelles. Nous apprécions ainsi plus exactement les différences ou les similitudes que par un choix visuel effectué plaque par plaque qui tend, soit à les exagérer, soit à les masquer. La valeur de la formation des paires à laquelle nous sommes arrivées sera jugée dans un travail ultérieur en appliquant à nos données l'analyse multidimensionnelle suggérée par LABORIE et KESSOUS (1972).

Un autre résultat intéressant ressort de cette étude : le fait que le paramètre S_r se soit avéré utilisable, pour remédier au manque de normalité observé dans les distributions des longueurs relatives, laisse penser qu'il y a une certaine compensation entre longueur et largeur ; il tend également à prouver l'exactitude de l'hypothèse d'une hétérogénéité dans la vitesse de contraction des chromosomes. Ceci mériterait d'être approfondi, mais une analyse effectuée récemment par de REFFYE et ESSAD (1973) sur les chromosomes de *Lolium perenne* conduit à ces mêmes conclusions.

Il est cependant bien évident que, pour une identification plus précise de certaines des paires, nous serons amenées à pousser plus loin les analyses et à chercher de nouveaux marqueurs chromosomiques. La découverte récente de techniques permettant de mettre en évidence la structure fine des chromatides (observation en fluorescence, dénaturation thermique ou chimique ménagée, etc.) et qui se sont avérées efficaces pour l'étude des chromosomes humains (CASPERSSON *et al.*, 1968, 1971 *a* et *b*, DUTRILLAUX *et al.*, 1971, CARPENTIER *et al.*, 1972) mais aussi chez quelques espèces végétales (TAKEHISA, 1968 ; CASPERSSON *et al.*, 1969 ; ZECH., 1969 ; VOSA, 1970, 1971) nous amène à penser que c'est plutôt dans cette voie qu'il faut maintenant orienter les recherches.

Reçu pour publication en octobre 1973.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier tout particulièrement MM. DOUSSINAULT et REYNES pour leurs conseils au cours de la réalisation de ce travail, ainsi que MM. ESSAD et RIVES qui ont bien voulu se charger de la lecture de cet article.

SUMMARY

STATISTICAL ANALYSIS OF THE KARYOTYPE OF AE. VENTRICOSA

The karyotype of *Ae. ventricosa* was analysed from two types of measures : — arm ratio and relative areas. The homogeneity of variations for these measurements in the only two perfectly recognizable pairs of chromosomes (table 1) justified the extrapolation of 12 other pairs and allowed their identification (table 2) without *a priori* pairing the chromosomes The diagram of dispersion areas (fig. 3) reveals some overlaps between the different types. They are relatively weak except for the one involving pair III which can, in any case, be marked by its secondary constriction.

A karyogram (fig. 4), bringing in the mean relative lengths and widths of the different pairs, was drawn up.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BHATTACHARYYA N. K., EVANS L. E., JENKINS B. C., 1961. Karyotype analysis of the individual « Dakold » fall rye chromosome additions to « Kharkov » winter wheat. *Nucleus*, **4**, 25-38.

CARPENTIER S., DUTRILLAUX B., LEJEUNE J., 1972. Effet du milieu ionique sur la dénaturation thermique ménagée des chromosomes humains. *Ann. Génét.*, **15**, 203-205.

CASPERSSON T. *et al.*, 1968. Chemical differenciation along metaphase chromosomes. *Exp. Cell. Res.*, **49**, 219-222.

CASPERSSON T. *et al.*, 1969. DNA binding fluorochromes for the study of the organization of the metaphase nucleus. *Exp. Cell. Res.*, **58**, 141-152.

CASPERSSON T., LOMAKKA G., ZECH L., 1971 *a*. The 24 fluorescence patterns of the human metaphase chromosomes-distinguishing characters and variability. *Hereditas*, **67**, 89-102.

CASPERSSON T., LOMAKKA G., MOLLER A., 1971 *b*. Computeterized chromosome identification by aid of the quinacrine mustard fluorescence technique. *Hereditas*, **67**, 103-110.

CHENNAVEERAIAH, M. S., 1960. Karyomorphologic and cytotaxonomic studies in *Aegilops*. *Acta horti gotoburgensis*, **23**, 85-178.

CAUDERON Y., 1965. Analyse cytogénétique d'hybrides entre *Helianthus tuberosus* et *H. annuus*; Conséquences en matière de sélection. *Ann. Amelior. Plantes*, **15**, 243-261.

DUTRILLAUX B., LEJEUNE J., 1971. Sur une nouvelle technique d'analyse du caryotype humain. *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D*, **272**, 2638-2640.

EVANS L. E., JENKINS B. C., 1960. Individual *Secale cereale* chromosome additions to *Triticum aestivum*. I. The addition of individual « Dakold » fall rye chromosomes to « Karkov » winter wheat and their subsequent identification. *Can. J. Genet. Cytol.*, **2**, 205-215.

HENEEN W. K., 1962. Karyotype studies in *Agropyron junceum*, *A. repens* and their spontaneous hybrids. *Hereditas*, **48**, 471-502.

KIHARA H., 1954. Considerations on the evolution and distribution of *Aegilops* species based on the analyser-method. *Cytologia*, **19**, 336-357.

KIMBER G., 1967. The incorporation of the resistance of *Aegilops ventricosa* to *Cercosporella herpotrichoides* into *Triticum aestivum*. *J. agri. Sci.* Cam. **68**, 373-376.

LABORIE E., KESSOUS A., 1972. Essai d'analyse multidimensionnelle d'un caryotype. *Rev. Stat. appl.*, **20**, 71-78.

LEVAN A., FREDGA K., SANDBERG A.-A., 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas*, **52**, 201-220.

LILIENFELD F. A., 1951. Genome analysis in *Triticum* and *Aegilops* X Concluding review. *Cytologia*, **16**, 101-123.

MAIA N., 1967. Obtention de Blés tendres résistants au Piétin-verse par croisements interspécifiques Blés/*Aegilops*. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, **53**, 149-154.

MATSUMOTO K., KONDO N., 1942. (Two new amphiploids in *Aegilops*). *Jap. J. Genet.*, **18**, 130-133. (Jap-an) (in CHENNAVEERAIAH).

MATSUMOTO K., SHIMOTSUMA M., NEZU M., 1957. The amphidiploid M^uM^uD D and its hybrids with *Aegilops ventricosa*. *Wheat. Inf. Serv.* **5**, 12-13.

MORICE E., 1972. Tests de normalité d'une distribution observée. *Rev. Stat. appl.*, **20**, 5-35.

REFFYE (de) P., ESSAD S., 1973. Sur l'existence possible d'une unité naturelle de longueur des chromosomes métaphasiques de *Lolium perenne* L. : le module. *C. R. Acad. Sci. Paris, ser. D*, **276**, 2661-2665.

STEBBINS G. L., 1971. *Chromosomal evolution in higher plants*. Arnold Ltd, London, 216 p.

TAKEHISA S., 1968. Heterochromatic segments in *Vicia* revealed by treatment with HCL acetic acid. *Nature*, **217**, 567-568.

TANAKA S., 1969. Karyotype analysis in the genus *Aegilops*. IV. Karyotypes of *Ae. triaristata* and *Ae. ventricosa*. *Seiken Ziho*, **21**, 19-26.

TURPIN R., LEJEUNE J., 1965. *Les chromosomes humains*. Gauthier-Villars, Paris, 535 p.

VOSA C. G., 1970. Heterochromatin recognition with fluorochromes. *Chromosoma*, **30**, 366-372.

VOSA C. G., 1971. The quinacrine fluorescence patterns of the chromosomes of *Allium carinatum*. *Chromosoma*, **33**, 382-385.

ZECH L., 1969. Investigation of metaphase chromosomes with DNA-binding fluorochromes. *Exp. Cell. Res.*, **58**, 463.

ZOHARY D., FELDMAN M., 1962. Hybridization between amphidiploids and the evolution of polyploids in the wheat (*Aegilops-Triticum*) group. *Evolution*, **16**, 44-61.

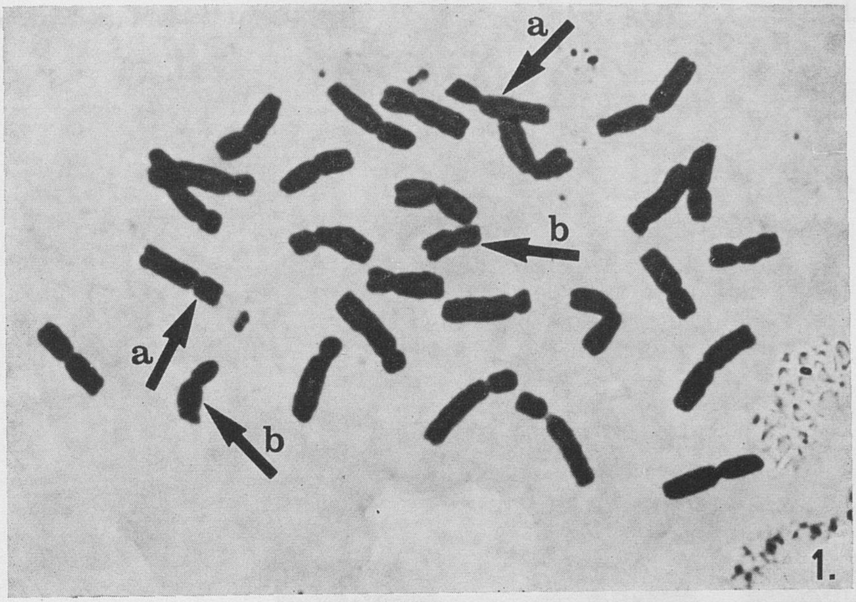


FIG. 1

Ae. ventricosa mitose somatique $2n = 28$ ($\times$ 1750 env.).

Ae. ventricosa somatic mitosis $2n = 28$ ($\times$ 1750).

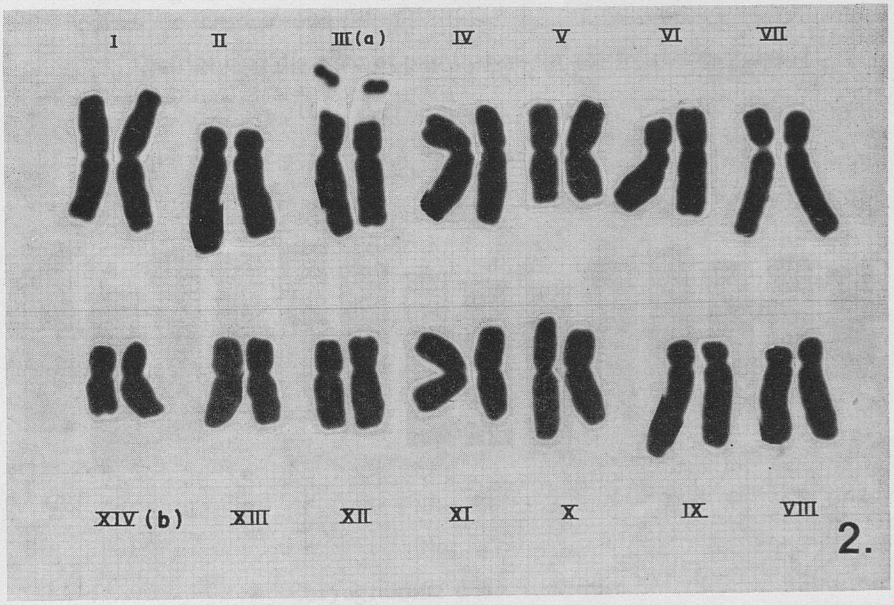


FIG. 2

Caryotype d'*Ae. ventricosa*. Appariement établi après analyse statistique ($\times$ 2000 env.).

Karyotype of *Ae. ventricosa*. Pairing established from statistical analysis ($\times$ 2000).

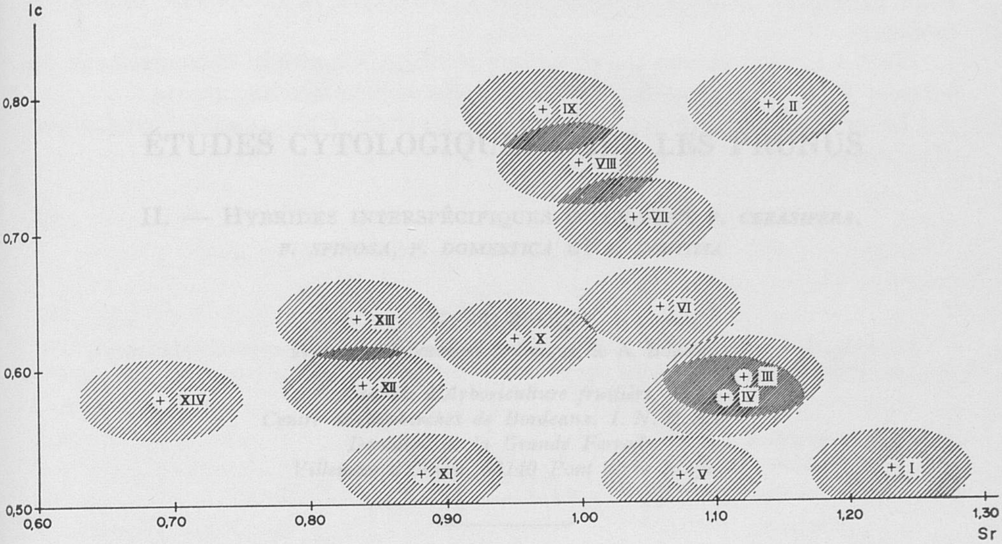


FIG. 3

Diagramme de distribution des paramètres des quatorze paires de chromosomes.

Distributing diagram of parameters for the fourtheen pairs of chromosomes.

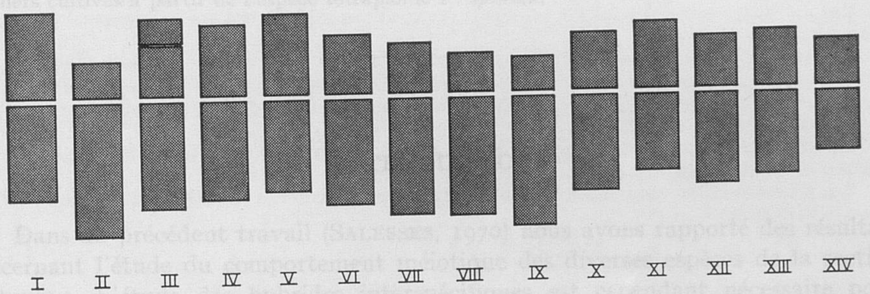


FIG. 4

Caryogramme d'*Ae. ventricosa*

Karyogram of *Ae. ventricosa*

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (2), 145-161.

ÉTUDES CYTOLOGIQUES CHEZ LES PRUNUS

II. — HYBRIDES INTERSPÉCIFIQUES IMPLIQUANT *P. CERASIFERA*, *P. SPINOSA*, *P. DOMESTICA* ET *P. INSITITIA*

G. SALESSES

avec la collaboration technique de A. BONNET

Station d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches de Bordeaux, I. N. R. A.,
Domaine de la Grande Ferrade,
Villenave d'Ornon, 33140 Pont de la Maye

RÉSUMÉ

Une étude du comportement méiotique de quelques hybrides entre les principales espèces de la section *Euprunus* permet d'approfondir nos connaissances sur les relations d'homologie chromosomique existant entre ces espèces.

Des observations complémentaires réalisées sur des descendants d'hybrides tri-et pentaploïdes permettent de mettre en évidence la production et la viabilité de gamètes aneuploïdes et polyploïdes. Les études portant plus spécialement sur les hybrides pentaploïdes ont permis de montrer tout l'intérêt de ces hybrides pour mener à bien un programme d'amélioration des pruniers cultivés à partir de l'espèce tétraploïde *P. spinosa*.

INTRODUCTION

Dans un précédent travail (SALESSES, 1970) nous avons rapporté des résultats concernant l'étude du comportement méiotique des diverses espèces de la section *Euprunus*. L'étude des hybrides interspécifiques est cependant nécessaire pour préciser les relations d'homologie chromosomique existant entre ces espèces. Si l'on considère également le point de vue pratique, ces notions s'avèrent indispensables pour répondre à la question du bien fondé de l'utilisation de l'hybridation interspécifique pour l'amélioration des pruniers cultivés et en particulier du groupe hexaploïde représenté par les deux espèces *domestica* et *insititia*.

Selon CRANE et LAWRENCE (1931), les pruniers domestiques seraient nés d'une hybridation entre *P. spinosa* et *P. cerasifera*, accompagnée de doublement chromo-

somique. Cette hypothèse reposant surtout sur des considérations morphologiques, manque cependant de support cytologique. Selon Kostina et Kovalev, *P. insititia* serait également un amphidiploïde entre *P. cerasifera* et *P. spinosa*, sous-espèce *curdica*.

Tant au point de vue théorique que pratique, l'étude du comportement des hybrides entre ces espèces doit être considérée comme très importante.

Le présent mémoire rend compte des résultats d'observations cytologiques effectuées au cours de plusieurs années.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. — *Matériel végétal*

Les hybrides étudiés dans le cadre de ce travail ont été obtenus expérimentalement. Les clones utilisés pour chaque espèce sont les suivants :

P. cerasifera $2n = 2x = 16$	P 18 P 2175 P 16-5 (Myrobolan pourpre) P 1079 (Myrobolan pourpre) GF 31
P. spinosa $2n = 4x = 32$	P 24 P 106
P. domestica $2n = 6x = 48$	GF 707 « Prune d'Ente » P 742 « Prune d'Ente » P 253 « Reine Claude d'Althan »
P. insititia $2n = 6x = 48$	P 332 « Mirabelle dorée »

Deux hybrides triploïdes artificiels n'ont pas été réalisés par nos soins :

— L'un, P 2166, fut réalisé par Rybine (U. R. S. S.)

— L'autre, Sp 111, est un hybride naturel.

B. — *Méthodes*

Les méthodes utilisées pour l'étude des méioses et des mitoses ont été décrites précédemment (SALESSES, 1967 et 1970).

En méiose, la technique, utilisant une coloration par le carmin acétique ferrique, repose sur une double fixation, à froid 24 heures, puis à chaud, 66°C, dans le mélange de Carnoy. Il est à remarquer que les doses de fer nécessaires varient sensiblement d'une espèce à l'autre, ou d'un groupe d'hybrides à l'autre...

En mitose la technique de Feulgen donne d'assez bons résultats grâce à l'utilisation d'une solution de pectinase après coloration.

Les fertilités mâles sont estimées par coloration entre lame et lamelle, des grains de pollen, dans du carmin acétique.

II. — COMPORTEMENTS MÉIOTIQUES : RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

A. — *Hybrides triploïdes* (spinosa × cerasifera)

Sept hybrides sont étudiés : les résultats principaux concernant leur comportement sont présentés dans le tableau 1.

L'ensemble des observations peut être considéré comme homogène. On doit essentiellement noter :

TABLEAU I

Comportement méiotique des hybrides triploïdes P. spinosa × P. cerasifera

Hybrides	Nbre cell.	I			II *d*			II *a*			III			Nbre liaison par chromos. associé	Fert. ♂
		Ext.	Moy.	%	Ext.	Moy.	%	Ext.	Moy.	%	Ext.	Moy.	%		
(106 × P 18) 2	89	1-8	4,79	19,99	1-9	4,77	39,79	0-4	0,92	7,67	0-6	2,57	32,16	0,63	24
(106 × P 18) 5	39	3-8	5,28	22,00	2-8	4,82	40,17	0-4	1,30	10,89	0-5	2,15	26,92	0,64	12
(106 × P 2175) 5	18	2-12	5,64	23,52	1-6	4,47	37,25	0-2	0,64	5,39	1-6	2,70	33,32	0,61	13
(106 × P 2175) 4	30	1-6	4,06	16,94	0-8	4,16	34,72	0-3	0,70	5,83	0-7	3,40	42,50	0,65	30
P 2166	37	2-8	5,08	21,18	1-8	4,88	40,74	0-2	0,86	7,17	0-6	2,47	30,90	0,62	8
(16-5 × P 24)	72	2-9	5,29	22,04	2-9	5,34	44,56	0-3	0,77	6,48	0-5	2,15	26,90	0,60	15
Sp 111	131	0-12	5,11	23,3	2-10	5,96	49,74	0-3	0,51	4,26	0-6	1,89	23,66	0,60	12
											(+ IV : 1,017 %)				

— la formation, de 0 à 10 bivalents, dont la majorité de type droit ;
— la formation, très fluctuante, de trivalents (0 à 7 III par cellule, avec une moyenne variant de 1,89 à 3,40 suivant les hybrides) ;
— une fréquence d'univalents également fluctuante (0 à 8 généralement, avec une moyenne par cellule de l'ordre de 5).

Ces résultats permettent de penser qu'une certaine homologie existe entre les trois génomes confrontés chez les F_1.

L'association constante d'au moins seize chromosomes dans chaque cellule indique une bonne homologie entre deux génomes.

Cependant la fréquence des I ainsi que l'existence d'assez nombreuses cellules à 8 II et 8 I, indiquent une homologie moins forte pour l'un des trois génomes vis-à-vis des deux autres.

Ce comportement pourrait être aussi le résultat de la simple compétition entre homologues au moment de l'appariement chez des hybrides composés de trois génomes présentant une bonne homologie. Toutefois, l'étude récente du comportement méiotique d'un individu autotriploïde, issu de *P. marianna*, permet de retenir la première hypothèse : chez cet autotriploïde, en effet, la fréquence des trivalents est nettement plus importante que chez les hybrides triploïdes étudiés ici (5, 14 III en moyenne par cellule) (résultats non publiés).

Les observations conduites au cours de cette étude ne permettent pas de préciser l'origine (*P. spinosa* ou *P. cerasifera*) des deux génomes présentant la plus forte homologie.

On doit remarquer aussi que le nombre des univalents est un peu plus faible que celui des bivalents et, en corollaire, on observe souvent plus de 8 associations (II + III) à savoir 0,376 II supplémentaire par cellule, en moyenne, pour l'ensemble des sept hybrides étudiés. Ces bivalents illicites peuvent résulter d'associations, entre chromosomes du troisième génome ayant moins d'affinité avec les deux autres, du fait d'une homéologie intragénomique partielle.

Les anomalies méiotiques sont très rares : nous avons observé quelques cellules à bivalents retardataires et surtout le phénomène de cytomixie déjà décrit en détail par ailleurs (SALESSES, 1970). Ce phénomène, qui jusqu'à ce jour nous semble caractéristique des hybrides triploïdes chez les *Prunus* peut non seulement être considéré comme un facteur d'évolution spontanée du caryotype mais aussi, quand il devient total, comme un processus conduisant à la production de gamètes mâles non réduits.

Des dénombrements chromosomiques ont été réalisés sur 77 embryons issus de fécondation libre de P III afin d'avoir quelques indications sur la production et la viabilité d'éventuels gamètes aneuploïdes : en voici les résultats :

2n =	24	30	31	32	33	34	36	38	39	40	41	42	43	44	47	48	50	51	52	54	56	59	72
Nombre observé	1	1	2	10	1	3	3	6	4	9	5	4	2	1	1	7	2	2	6	2	2	2	1
		4		10			17			19			13			7				17			

Les parents mâles les plus probables sont *P. cerasifera* (2*x*) et *P. spinosa* (4*x*). On doit remarquer l'existence de formes aneuploïdes parfaitement viables dans la majorité des cas, ainsi que la rareté des individus dont le nombre chromosomique est inférieur à 32 (fig. 4).

L'existence de formes dont le nombre 2*n* est supérieur à 48 est surprenante et difficile à expliquer (17 individus sur 77) : il est malaisé d'éliminer la possibilité d'intervention des gamètes ♂ non réduits d'espèces polyploïdes comme *P. spinosa* (4*x*) ou mieux *P. domestica* (6*x*) ; cependant, d'une part la fréquence des gamètes non réduits reste faible, d'autre part et surtout, la floraison de *P. domestica* ne coïncide pas avecc celle de l'hybride P 111.

Des phénomènes particuliers au cours du développement du sac embryonnaire seraient en mesure d'expliquer l'existence de tels individus. Chez certains pruniers diploïdes comme la variété *la Crescent*, hybride complexe entre espèces diploïdes, et *Prunus marianna*, également hybride interspécifique, de tels phénomènes sont mis en cause respectivement par OLDEN (1965), et HURTER (1969). Ce dernier, en particulier, a pu mettre en évidence, chez *Prunus marianna*, par une étude cytoembryologique, la formation fréquente de cœnomegaspores à quatre noyaux, remplaçant la tétrade de mégaspores, après une méiose normale : la fusion de certains ou de tous ces noyaux peut conduire alors à des gamètes femelles di-, tri- ou tétraploïdes, viables et fonctionnels.

TABLEAU 2

Types de gamètes femelles possibles chez un hybride triploïde à partir des disjonctions anaphasiques mâles les plus fréquentes

Disjonctions	10 14	10 14	11 13	11 13	15 9	15 9	8 16	8 16
Sans anomalie	10-10-14-14		11-11-13-13		15-15-9-9		8-8-16-16	
Fusion de 2 noyaux	20-14-14 24-10-14 28-10-10		22-13-13 24-11-13 26-11-11		30-9-9 24-15-9 18-15-15		16-16-16 24-16-8 32-8-8	
Fusion des noyaux 2 à 2	20-28 24-24		22-26 24-24		30-18 24-24		16-32 24-24	
Fusion de 3 noyaux	34-14 38-10		35-13 37-11		39-9 33-15		32-16 40-8	
Fusion des 4 noyaux	48		48		48		48	

L'autofécondation ne se produit pratiquement pas chez les espèces parentes (*P. cerasifera* et *P. spinosa*). Aussi sommes-nous conduits à expliquer la production de types polyploïdes aussi bien que celle d'individus aneuploïdes par les seuls phénomènes de fusion se produisant au niveau d'une cœnomegaspore entre quatre noyaux à nombres chromosomiques déséquilibrés la plupart du temps ; en effet, les dénom-

brements effectués en anaphase I nous ont donné le plus souvent les répartitions : 10 : 14, 13 : 11, 15 : 9, 16 : 8. A titre d'exemple, les types gamétiques très variés que l'on peut obtenir à partir de ces catégories anaphasiques, sans fusion ou après fusion de 2,3 ou 4 noyaux, sont présentés dans le tableau 2.

L'intervention de gamètes normaux ou non réduits d'espèces comme *cerasifera* (2*x*) et *spinosa* (4*x*), permet alors d'expliquer la formation des divers types numériques rencontrés variant de $2n = 24$ à $2n = 72$.

CRANE et LAWRENCE ont envisagé une hybridation entre *cerasifera* et *spinosa*, accompagnée d'un doublement chromosomique, pour expliquer la naissance des espèces hexaploïdes cultivées, en particulier *P. domestica*. De nombreux autres processus ont pu conduire à la genèse de ces formes hexaploïdes : en particulier, fusion nucléaire dans une cœnomégaspore d'hybride triploïde (*spinosa* × *cerasifera*) assurant la production de gamètes femelles à $n = 8$, 16, 24, 32, 40 (tabl. 2) fécondés par un gamète normal ou non réduit, issu des espèces *cerasifera*, *spinosa* ou d'un autre hybride triploïde.

De nombreuses combinaisons peuvent donc donner des individus à nombre chromosomique défini : seules, des études du comportement méiotique d'hybrides obtenus après pollinisation contrôlée, seraient en mesure de nous aider pour savoir quelle combinaison produit un type déterminé.

Les fertilités polliniques varient de 8 à 30 p. 100.

L'ensemble de ces résultats est en contradiction avec ceux d'autres auteurs et en particulier avec ceux de BRUN qui note une disjonction 12 : 12 dans la majorité des cas, une fertilité pollinique de 75 à 90 p. 100 et un comportement régulier avec 12 II dans la plupart des cellules étudiées. De même ENDLICH et MURAWSKI (1962) signalent 12 II dans 38 p. 100 des cellules analysées, des disjonctions 12 : 12 dans 74 p. 100 des cellules observées en anaphase I, et à côté de cela la production en fécondation libre, d'individus exclusivement euploïdes (sur 26 embryons dénombrés, 15 sont à $2n = 48$, 7 à $2n = 40$ et 4 à $2n = 32$).

OLDEN, par contre, signale des répartitions très comparables à celles que nous avons notées, également après fécondation libre.

B. — *Hybrides tétraploïdes* (*P. domestica* ou *P. insititia* × *P. cerasifera*)

Cinq hybrides F_1 entre *P. insititia* et *P. cerasifera* ainsi que trois hybrides entre *P. domestica* et *P. cerasifera* sont étudiés : les résultats essentiels figurent dans le tableau 3.

Mise à part une fréquence légèrement supérieure de bivalents en anneau chez les hybrides *domestica* × *cerasifera*, les comportements méiotiques des huit hybrides peuvent être caractérisés en commun par quelques faits essentiels (tabl. 3) :

1° la fréquence très importante de bivalents (15,50 en moyenne par cellule) ;

2° la présence assez rare de quadrivalents dont la fréquence reste assez fluctuante (de 0,05 à 0,33 en moyenne par cellule).

Ce comportement indique que deux groupes de génomes s'associent de façon quasi constante pour donner un comportement d'allotétraploïde.

La fréquence des quadrivalents est trop faible pour que l'on puisse parler ici d'autopolyploïdie.

TABLEAU 3

Comportement méiotique des hybrides tétraploïdes (P. insititia et P. domestica × P. cerasifera)

Hybrides	Nbre cell.	I			II *d*			II *a*			III			IV			Nbre liaisons par chromos. associé	Fert. ♂
		Ext.	Moy.	%	Ext.	Moy.	%	Ext.	Moy.	%	Ext.	Moy.	%	Ext.	Moy.	%		
(P 332 × P 31) 11 ...	27	0-2	0,44	1,38	11-16	14,70	91,39	0-3	0,807	4,86				0-1	0,15	1,85	0,53	81
(P 332 × P 31) 21 ...	34				11-16	14,58	91,17	0-2	0,058	0,55				0-2	0,26	3,30	0,54	
(P 332 × P 1079) 14 .	18	0-2	0,33	1,04	11-16	14,27	89,23	0-2	0,88	5,55				0-2	0,33	4,16	0,54	85
(P 332 × P 1079) 17 .	24	0-2	0,16	0,52	12-16	14,37	89,84	0-4	1,04	6,51				0-1	0,25	3,12	0,54	20
(P 332 × P 16-5) 1 ...	42				11-16	14,14	88,39	0-5	1,66	10,41				0-1	0,09	1,19	0,55	69
(GF 707 × P 2175) 4 .	23	0-2	0,29	0,20	13-16	14,56	91,00	0-3	1,21	7,60				0-1	0,08	1,08	0,54	
(GF 707 × P 18) 2 ...	40	0-4	0,45	1,40	11-16	13,30	82,60	0-4	2,12	13,00				0-1	0,05	2,10	0,58	82
(GF 707 × P 18) 6 ...	84	0-2	0,23	0,70	8-16	12,83	80,20	0-8	2,59	16,20				0-1	0,22	2,80	0,59	93

Ces résultats sont tout à fait comparables à ceux qu'a obtenus DARLINGTON, cependant nous n'avons pas observé le phénomène d'association secondaire décrit par cet auteur. Aucune anomalie méiotique n'a d'ailleurs été notée chez ces hybrides dont la fertilité pollinique (60 à 90 p. 100) est tout à fait en accord avec le comportement méiotique. Il faut toutefois souligner que la baisse de fertilité observée chez certains hybrides entre *P. insititia* (P 332) et *P. cerasifera* est due apparemment à la stérilité mâle du parent hexaploïde, transmissible en partie, chez les hybrides.

Pour certains auteurs, ce comportement diploïde constituait une preuve de la véracité de l'hypothèse de CRANE et LAWRENCE sur l'origine du Prunier domestique ; si ces observations montrent bien que le génome de *cerasifera* trouve un génomène homologue chez *domestica,* elles ne sauraient pour autant démontrer l'exactitude de cette hypothèse : dans l'immédiat nous pouvons seulement dire que les résultats obtenus ne l'infirment pas.

Si l'on compare le comportement de ces hybrides (génome SS_1 C C à celui de l'espèce *P. spinosa* (SS S_1 S_1) précédemment étudiée (SALESSES, 1970) on peut cependant être étonné de ne pas noter une fréquence de IV supérieure chez cette dernière espèce (0,13 IV en moyenne par cellule), compte tenu surtout des homologies mises en évidence entre les génomes S, S_1 et C, notamment au cours de l'étude des hybrides triploïdes *P. spinosa* × *P. cerasifera.*

On peut cependant faire remarquer que la compétition entre les homologues n'est pas comparable au niveau $3x$ et au niveau $4x$: chez les hybrides tétraploïdes (S S_1 C C ou S S S_1 S_1) le rapprochement deux par deux peut se faire plus facilement, d'où la faible fréquence des quadrivalents comparativement à celle des trivalents chez les hybrides triploïdes (S S_1 C).

C. — *Hybrides pentaploïdes* (*P. domestica* ou *P. insititia* × *P. spinosa*).

Six hybrides F_1 entre *P. domestica* et *P. spinosa* et trois hybrides entre *P. insititia et P. spinosa* sont étudiés. Le tableau 4 groupe les résultats essentiels en ce qui concerne comportement méiotique et fertilité mâle. Les deux groupes peuvent être considérés comme très semblables (tableau 4).

Ces comportements sont caractérisés par quelques faits essentiels :

1° 15 à 16 II (15, 48 en moyenne par cellule), essentiellement de type droit, sont observés dans chaque cellule (fig. 1). Ceci montre que deux groupes de deux génomes s'associent de façon constante.

2° On note 7 à 8 I par cellule : ceci indique qu'un génome est assez différent des autres.

3° Quelques trivalents sont à signaler avec une fréquence assez faible (0,10 à 0,80 par cellule) ainsi que quelques quadrivalents encore plus rares (0,017 à 0,10 par cellule).

Les résultats rapportés par ROUSI (1964), après étude de 25 cellules seulement, sont assez voisins.

Ce comportement semble à première vue en accord avec l'hypothèse de CRANE et LAWRENCE : en effet si les formules génomiques déjà proposées (SALESSES, 1970) peuvent s'écrire pour *cerasifera* : CC, pour *spinosa,* SS S_1 S_1, celle des pruniers hexaploïdes sera SSS_1 S_1 CC et celle des hybrides pentaploïdes : SSS_1 S_1 C.

TABLEAU 4

Comportement méiotique des hybrides pentaploïdes (P. domestica *et* P. insititia × P. spinosa)

Hybrides	Nbre cell.	I			II *d*			II *a*			III			IV			Nbre liaison par chromos. associé	Fert. ♂
		Ext.	Moy.	%	Ext.	Moy.	%	Ext.	Moy.	%	Ext.	Moy.	%	Ext.	Moy.	%		
(742 × 106) 14	57	4-10	7,01	17,54	10-16	13,63	68,15	0-5	2,19	10,96	0-2	0,42	3,15	0-1	0,017	0,17	0,57	58
(742 × 106) 17	43	4-10	6,81	17,03	10-17	13,23	60,16	0-5	2,13	10,69	0-2	0,81	6,10				0,48	
(742 × 106) 27	19	2-10	6,26	15,65	9-15	11,89	59,47	1-8	4,26	21,31	0-2	0,47	3,55				0,63	54
(742 × 106) 23	43	5-10	6,88	17,20	10-17	13,93	69,65	0-5	1,55	7,79	0-3	0,65	4,88	0-1	0,040	0,46	0,57	
(253 × P 24) 4	32	4-12	6,90	17,26	5-16	13,18	65,93	0-8	2,09	10,46	0-4	0,71	5,39	0-1	0,093	0,93	0,57	60
(253 × P 24) 2	30	6-10	7,93	19,83	12-17	14,60	73,00	0-3	0,93	4,66	0-2	0,20	1,50	0-1	0,10	1,00	0,43	51
(332 × P 24) 1	37	4-12	7,51	18,78	10-18	14,72	73,64	0-5	1,35	6,75	0-2	0,10	0,81				0,54	49
(332 × P 24) 8	42	4-14	8,52	21,30	9-16	12,95	64,06	0-7	2,45	12,26	0-2	0,19	1,40	0-1	0,023	0,23	0,58	42
(332 × 106) 1	38	5-9	7,23	18,09	9-15	12,10	60,52	0-7	3,13	15,65	0-3	0,76	5,72				0,61	45

Un fait cependant mérite d'être souligné : l'asyndèse du génome C est beaucoup plus importante chez ces hybrides pentaploïdes (7 à 8 I en moyenne par cellule) que chez les hybrides triploïdes dont la formule serait SS_1 C (5 I en moyenne par cellule) : elle apparaît plus nettement si l'on compare le nombre moyen de III par cellule : 2,47 pour les triploïdes et 0,47 pour les pentaploïdes.

Cette asyndèse du génome C, supérieure chez les pentaploïdes, peut s'expliquer par la possibilité d'une compétition entre les génomes S, S_1 et C dépourvue d'homologie parfaite, chez le triploïde, alors que chez les hybrides pentaploïdes le génome C n'est plus compétitif ni avec SS ni avec S_1 S_1.

Il est également possible que ces contradictions apparentes soient le fait d'interactions complexes de gènes chez ces hybrides polyploïdes.

Les anomalies méiotiques sont assez rares : mis à part un ou deux bivalents retardataires en MI, il est intéressant de signaler la division précoce en MI d'un à cinq univalents placés en plaque équatoriale secondaire et ce, avec une fréquence non négligeable (fig. 2). On peut remarquer que ce comportement particulier des univalents n'a jamais été observé chez les hybrides triploïdes étudiés.

Les fertilités polliniques varient de 42 à 60 p. 100 suivant les hybrides, ce qui paraît en accord avec le comportement méiotique. Chez les hybrides dont l'un des parents est le prunier hexaploïde P. 332, la baisse de fertilité est due à la stérilité mâle de ce géniteur, transmissible partiellement aux hybrides.

Des observations concernant la production et la viabilité des gamètes par ces hybrides ont été faites : l'état pentaploïde d'une part, l'observation des méioses d'autre part, laissent en effet prévoir la formation de gamètes dont le nombre de chromosomes peut être très variable. Or, la connaissance de l'existence de certaines combinaisons peut-être importante pour un programme d'amélioration des pruniers hexaploïdes par une espèce tétraploïde comme *P. spinosa*. En effet, lors d'hybridations entre pentaploïdes d'une part, et les espèces di-, tétra-, hexaploïdes d'autre part, nous avons pu mettre en évidence la production de gamètes à $n = 24$ par les hybrides pentaploïdes : ces gamètes ont théoriquement la même formule génomiques que ceux qui sont produits par les pruniers hexaploïdes (soit SS_1 C) et il convenait d'en confirmer l'existence et la fréquence d'apparition.

Des dénombrements chromosomiques d'hybrides issus de fécondation libre d'individus pentaploïdes ont permis de montrer :

1° que de nombreux gamètes aneuploïdes sont formés et qu'ils sont viables et fonctionnels : les individus qu'ils contribuent à produire présentent des nombres chromosomiques qui s'échelonnent entre 32 et 72 ;

2° que 8 p. 100 des individus sont hexaploïdes ($2n = 48$) ;

3° que la courbe de fréquence de ces divers individus montre un pic pour le nombre $2n = 42$ (21 p. 100 du total).

Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer la formation des diverses catégories chromosomiques, en particulier des individus à $2n = 48$ mais le choix de l'une d'elles reste délicat, compte tenu du fait que la population du pollen n'est pas contrôlée.

Des dénombrements ont ainsi été effectués sur des plantes issues d'hybridation artificielle entre hybrides pentaploïdes et espèces di-, tétra- et hexaploïdes utilisées comme parents mâles.



Fig. 1. — *Métaphase I chez un hybride pentaploïde* (7 I, 15 II, 1 III) (× 3 000)

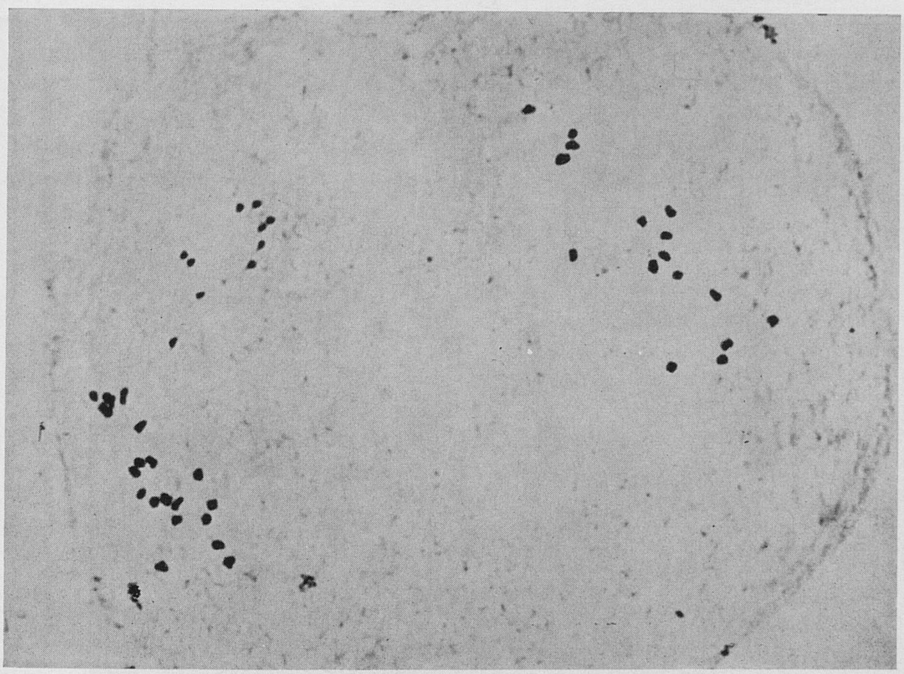


Fig. 2. — *Télophase I chez un hybride pentaploïde* (16 : 19 + 5 I se divisant) (× 1 000)

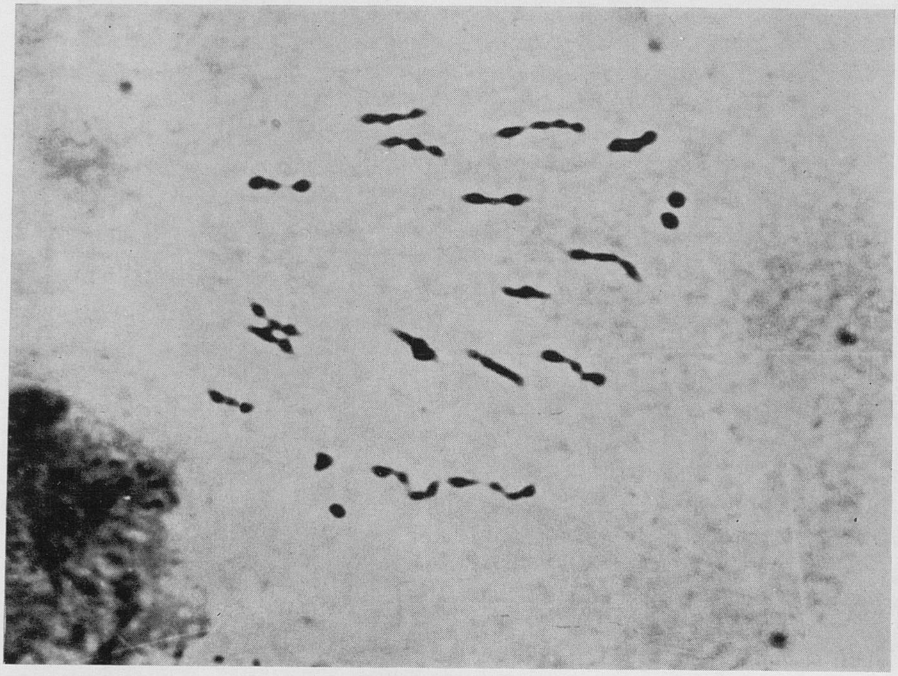


FIG. 3. — *Métaphase I chez un hybride entre un individu pentaploïde et l'espèce* P. spinosa ($2n = 36$; 16 II + 4 I) (× 1875)

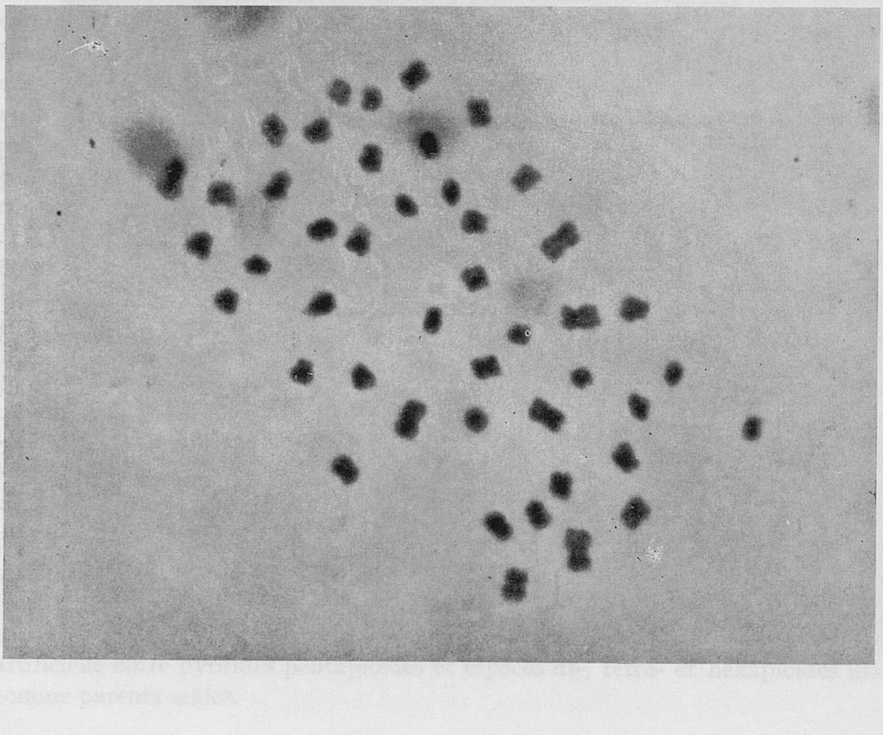


FIG. 4. — *Mitose chez un individu à* $2n = 45$, *issu de la fécondation libre d'un hybride triploïde* (× 2500)

Deux hybrides seulement ont été obtenus avec du pollen d'espèce diploïde : l'un est à $2n = 26$, l'autre à $2n = 28$.

L'hybridation *Prunus* pentaploïde × *P. spinosa* a produit 27 individus viables. Onze ont été dénombrés : l'un est à $2n = 32$, trois à $2n = 33$, trois à $2n = 34$, trois à $2n = 35$, un à $2n = 36$ (fig. 3).

L'hybridation par *P. domestica* a produit 97 individus viables : 34 ont été dénombrés ; les nombres chromosomiques se situent en majorité entre 40 et 48 avec la répartition suivante :

$2n =$	40	41	42	43	44	45	46	47	48	88
Nombre d'individus	2	8	4	3	5	3	4	1	4	1

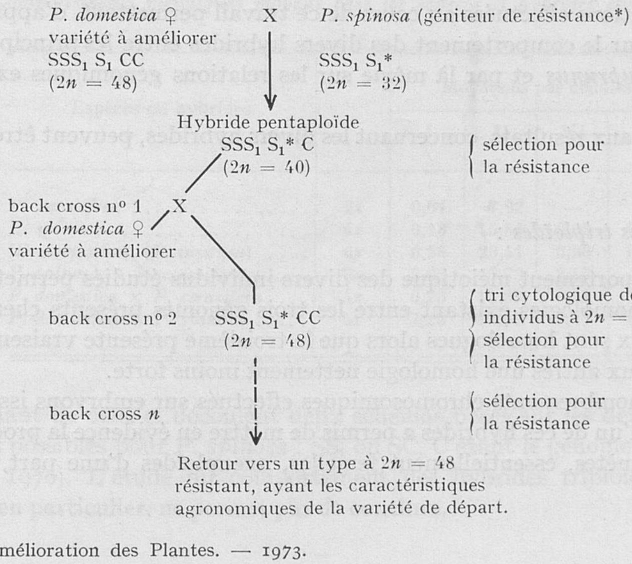
L'individu à 88 chromosomes peut difficilement être considéré comme le produit de deux gamètes non réduits ; une duplication après fécondation semble plus probable.

L'hybridation d'individus hexaploïdes de *P. domestica*, utilisés comme femelles par du pollen d'hybrides pentaploïdes, a permis l'obtention de 20 hybrides ; 10 sont à 48 chromosomes, les autres variant de 40 à 47.

Ce fait peut être très intéressant pour le choix d'un protocole d'hybridation visant à une introgression de certains caractères de *spinosa* chez les Pruniers domestiques dans la mesure de la validité de l'hypothèse de CRANE et LAWRENCE.

En effet, la production non négligeable de gamètes mâles à $n = 24$ par les hybrides pentaploïdes entre *P. domestica* et *P. spinosa* et le fait qu'ils soient souvent fonctionnels dans l'hybridation avec *P. domestica* pourraient être exploités.

Le protocole suivant peut être proposé par exemple dans le cas d'un gène de résistance porté par *P. spinosa* ou toute autre espèce tétraploïde dont les génomes présentent une certaine homologie avec deux des génomes de *P. domestica*.



Certes la réalisation sera longue, mais si l'hybridation interspécifique reste la seule solution, il est bon de savoir que cette possibilité existe.

Certains auteurs, et en particulier ROUSI, avançaient que ces hybrides pentaploïdes pouvaient produire avec une fréquence non négligeable des gamètes non réduits et par conséquent donner par hybridation avec l'espèce diploïde *P. cerasifera*, des individus hexaploïdes possédant la composition génomique de *P. domestica*. Ce phénomène paraît possible chez les *Prunus* pour de tels hybrides à méiose irrégulière, mais nos premières observations ne semblent pas indiquer que de tels gamètes soient produits avec une fréquence utilisable dans un programme d'hybridation.

D. — *Hybrides hexaploïdes* (*P. domestica* × *P. insititia*)

Deux hybrides sont étudiés : leur comportement méiotique ne peut se distinguer de celui des espèces *domestica* ou *insititia* : on note essentiellement :

— une formation presqu'exclusive de bivalents (22 à 24 par cellule) ;
— quelques quadrivalents dont la fréquence reste très faible (0,030 par cellule en moyenne, pour les deux hybrides étudiés).

L'observation des divers stades de la méiose n'a révélé aucune différence structurale entre les chromosomes des deux espèces : la différenciation spécifique reposerait donc sur des mutations géniques.

Les anomalies méiotiques sont inexistantes chez les deux hybrides étudiés.

Ces deux espèces peuvent donc être considérées comme identiques du point de vue du comportement chromosomique.

RÉCAPITULATION ET CONCLUSION

Les obervations effectuées au cours de ce travail permettent d'approfondir nos connaissances sur le comportement des divers hybrides entre les principales espèces de la section *Euprunus* et par là même sur les relations génomiques existant entre celles-ci.

Les principaux résultats, concernant les divers hybrides, peuvent être récapitulés ainsi.

Chez les hybrides triploïdes :

— Le comportement méiotique des divers individus étudiés permet de préciser les rapports d'homologies existant entre les trois génomes présents chez l'hybride : deux d'entre eux sont homologues alors que le troisième présente vraisemblablement vis-à-vis des deux autres une homologie nettement moins forte.

— Les dénombrements chromosomiques effectués sur embryons issus de fécondation libre de l'un de ces hybrides a permis de mettre en évidence la production et la viabilité de gamètes, essentiellement femelles, aneuploïdes d'une part, polyploïdes d'autre part.

Chez les hybrides tétraploïdes :

— Le comportement de ces hybrides est celui d'individus allotétraploïdes ; ce comportement diploïde montre que le génome de *P. cerasifera* (2*x*) trouve un génome homologue chez *P. domestica* (6*x*).

Chez les hybrides pentaploïdes :

Le comportement méiotique caractérisé par une association assez constante de 32 chromosomes sous forme de bivalents, indique une homologie certaine entre deux groupes de deux génomes.

Des dénombrements chromosomiques effectués sur des embryons issus de fécondation libre d'hybrides pentaploïdes, ou après pollinisation contrôlée, montrent la production de gamètes aneuploïdes viables. D'autres observations ont permis de mettre en évidence principalement dans l'hybridation ♀ *P. domestica* × ♂ hybride pentaploïde la production d'individus hexaploïdes ; ces données peuvent être exploitées afin de bâtir un protocole d'amélioration des pruniers domestiques par introgression de gènes de l'espèce *P. spinosa*.

Chez les hybrides hexaploïdes :

Le comportement méiotique diploïde ainsi que l'absence d'anomalies méiotiques indique l'identité chromosomique des deux espèces.

Si l'hypothèse génomique classique découlant de l'hypothèse de CRANE et LAWRENCE s'intègre facilement à l'étude des espèces elles-mêmes (SALESSES, 1970), quelques résultats notés lors de l'étude des hybrides paraissent surprenants et soulèvent quelques discussions.

Les observations réalisées jusqu'à ce jour ne permettent pas de mettre en doute de façon catégorique l'hypothèse de CRANE et LAWRENCE (tabl. 5).

TABLEAU 5

Comportements méiotiques moyens chez les espèces et hybrides étudiés

Espèces ou hybrides		Moyennes par cellules			
		I	II	III	IV
P. cerasifera	2*x*	0,01	7,92	—	—
P. spinosa	4*x*	0,13	15,56	0,02	0,13
(*P. domestica*), (*P. insititia*)	6*x*	0,56	23,41	0,06	0,03
P. spinosa × *P. cerasifera*	3*x*	5,03	5,73	2,47	—
P. domestica × *P. cerasifera*	4*x*	0,23	15,39	0,01	0,17
P. domestica × *P. spinosa*	5*x*	7,22	15,59	0,47	0,03

Cependant de celle-ci découlent deux schémas basés sur les deux constitutions génomiques possibles pour *P. spinosa* : SS_1 ou SC, C étant le génome de *P. cerasifera* (SALESSES, 1970). L'étude du comportement des hybrides triploïdes (*spinosa* × *cerasifera*), en particulier, ne permet pas de conclure.

La première formulation (SS_1), la plus classique (ROUSI, 1964 ; SALESSES, 1967 et 1970), conduit à la conclusion que *P. spinosa* est entièrement représenté dans *P. domestica* et qu'il n'a pas de relation directe avec *P. cerasifera*.

Dans la deuxième éventualité, les formulations génomiques deviendraient :

P. cerasifera	CC
P. spinosa	SSCC
P. domestica	SSCCCC
(*P. spinosa* × *P. cerasifera*), 3*x*	SCC
(*P. domestica* × *P. spinosa*, 5*x*	SSCCC

Ces schémas ne sont pas en parfait accord avec les comportements méiotiques en ce qui concerne surtout *P. domestica* (comportement allopolyploïde) et les hybrides pentaploïdes (formation rare de trivalents) (tabl. 5).

Aussi faudra-t-il admettre dans cette deuxième éventualité que le génome S de *P. spinosa* n'existe pas dans *P. domestica* et que *P. cerasifera* a contribué à la formation de *P. spinosa*.

Deux hypothèses peuvent donc être confrontées : elles peuvent être formulées ainsi, si l'on pose comme convention que :

1° les lettres placées en indice (initiales d'espèces) distinguent les origines ;

2° les indices chiffrés indiquent une différenciation structurale pouvant conduire à des appariements préférentiels.

	Hypothèse de CRANE et LAWRENCE	Nouvelle hypothèse
	—	—
cerasifera	CC	CC
spinosa	SS S_1S_1	SS CsCs
domestica	SS S_1S_1 CdCd	D_1D_1 D_2D_2 CdCd
(*sp.* × *cerasif.*) 3*x* ...	SS_1C	SCsC
(*dom.* × *spin.*) 5*x* ...	SS S_1S_1 C	D_1D_2 CdCs S
(*dom.* × *cerasif.*) 4*x*..	SS_1 CdC	D_1D_2 CdC

Les résultats concernant les analyses des comportements méiotiques étudiés (tabl. 5) ne permettent pas de choisir entre ces deux hypothèses.

L'étude de certains descendants d'hybrides triploïdes et pentaploïdes, obtenus en pollinisation contrôlée, ainsi que l'étude cytogénétique comparative, actuellement en cours, de l'un des deux amphidiploïdes (*P. spinosa* × *P. cerasifera*) obtenus par RYBINE et des pruniers domestiques (*P. domestica*) pourraient apporter des éléments complémentaires intéressants.

De telles analyses pouvant être rendues complexes par des interactions géniques lors de la juxtaposition de plusieurs génomes chez un hybride, ou par des actions cytoplasmiques mal connues, il paraît souhaitable d'accumuler une somme importante d'observations au niveau des F_1 et peut-être des générations ultérieures avant de pouvoir conclure.

D'un point de vue plus pratique, les observations réalisées sur les hybrides entre pruniers hexaploïdes et *P. spinosa* permettent de mettre en évidence tout l'intérêt

que peuvent présenter, dans l'hypothèse génomique généralement admise, ces hybrides pentaploïdes pour une éventuelle amélioration des pruniers cultivés par hybridation interspécifique.

Reçu pour publication en août 1973.

SUMMARY

CYTOLOGICAL STUDIES IN PRUNUS

II. — INTERSPECIFIC HYBRIDS INVOLVING *P. CERASIFERA*, *P. SPINOSA*. *P. DOMESTICA* et *P. INSITITIA*.

The study of the meiotic behaviour of interspecific hybrids involving *P. cerasifera, P. spinosa, P. domestica* and *P. insititia* allows to state precisely the relations of chromosomic homology in this group.

— Analysis of $3x$ hybrids (*P. spinosa* × *P. cerasifera*) point out that two of the three present genomes show a very good homology (table 1). In those hybrids chromosomic counts on embryos issued by free pollination warrant to make conspicuous the production on one hand of aneuploid gametes, and on the other hand of polyploid gametes.

— The behaviour of $4x$ hybrids (*P. domestica* × *P. cerasifera*) is that of an allotetraploid.

— The behaviour of pentaploid hybrids (*P. domestica* × *P. spinosa*) shows a real homology between two groups of two genomes (table 4). Besides, chromosomic counts made conspicuous the frequent production of gametes bearing $n = 24$ chromosomes. This phenomenon is interesting for building a protocol aiming to introduce some characters of the $4x$ species, *P. spinosa*, into *P. domestica*.

CRANE's and LAWRENCE's hypothesis may be discussed by the light of the whole results concerning species and hybrids and, furtherly, a new one may be formulated.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BRUN J., 1963-64. Observations sur les Prunelliers de la flore d'Aslace. *Bull. Hist. nat. Colmar*, **51**, 36-46.

CRANE M. B., 1949. The origin of garden plum. *Fruit Year Book*, 11-12, London.

CRANE M. B., LAWRENCE W. J. C., 1931. Studies in sterility. *Proc. 9th Int. hort. Congr.*, 100-116.

DARLINGTON C. D., 1928. Studies in Prunus I and II. *J. Genet.*, **19**, 213-256.

ENDLICH J., MURAWSKI H., 1962. Beiträge zur Züchtungsforschung an Pflaumen. III. Untersuchungen an Artbastarden von *Prunus spinosa* L. *Prunus cerasifera* Ehrh. und die Frage der Entstehung von *Prunus domestica* L. *Züchter*, **32**, 121-133.

ENIKEYEV H. K., 1962. A propos de l'origine des espèces à gros fruits des Prunelliers et des hybrides des Pruniers et des Prunelliers. *XVIth Intern. hort. Congr. Brussels*. t. **3**, 121-125.

HURTER N., 1969. *Cytogenetic Studies on the Marianna plum rootstock.* Thesis Doctor of Philosophy University of Stellenbosch.

OLDEN E. J., 1965. Interspecific plum crosses. *Balsgard fruit breeding Institute, Sweden, Research Report* nº 1, 58 p.

ROUSI A., 1964. Cytological studies on the pentaploid hybrid *Prunus spinosa* × *domestica*. *Züchter*, **34**, 51-59.

SALESSES G., 1967. Mise au point d'une méthode de comptage des chromosomes chez les arbres fruitiers à noyau. *Ann. Amélior. Plantes*, **17** (2), 207-210.

SALESSES G., 1967. Connaissances cytogénétiques et hybridation interspécifique dans le sous-genre *Prunophora* section *Euprunus*. *Ann. Amélior. Plantes*, **17** (4), 397-408.

SALESSES G., 1970. Études cytologiques chez les Prunus. I. Espèces de la section *Euprunus*. *Ann. Amélior. Plantes*, **20** (4), 469-483.

SALESSES G., 1970. Sur le phénomène de cytomixie chez les hybrides triploïdes de Pruniers, conséquences génétiques possibles. *Ann. Amélior. Plantes*, **20** (4), 363-388.

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (2), 163-179.

MISE AU POINT BIBLIOGRAPHIQUE

LES GIBBÉRELLINES : BIOSYNTHÈSE, ACTION ET MÉTHODES DE DÉTECTION CHEZ LES VÉGÉTAUX SUPÉRIEURS

M. DURON et C. BRIAN

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches d'Angers, I. N. R. A.,
Beaucouzé, 49000 Angers

RÉSUMÉ

Cet article présente une revue des connaissances actuelles sur les gibbérellines. Après un bref rappel historique sont indiqués les sites et les principales étapes de la biosynthèse de ce groupe de molécules. Ensuite est analysé leur rôle dans les processus de croissance et de développement chez les végétaux supérieurs. Enfin les méthodes de détection des gibbérellines sont inventoriées, en insistant plus particulièrement sur les essais biologiques.

I. — INTRODUCTION

Les exigences d'une agriculture de plus en plus intensive conduisent le sélectionneur à rechercher une maîtrise aussi complète que possible de la vigueur du matériel végétal. Des exemples particulièrement spectaculaires de ces préoccupations concernent l'extension des variétés de blé à paille courte et l'engouement des arboriculteurs pour les variétés « spur » de Pommier, à croissance réduite et mise à fruits précoce. Tout généticien s'occupant d'amélioration des plantes est ainsi amené à s'intéresser à la physiologie de la croissance, de façon à connaître le déterminisme héréditaire de phénomènes qu'il cherchera ensuite à utiliser au mieux dans des programmes de sélection créatrice.

Parmi les différents facteurs physiologiques influant sur la croissance des végétaux, les équilibres hormonaux semblent jouer un rôle prépondérant. Les gibbérellines en particulier conditionnent très étroitement les processus de croissance et de développement chez de nombreuses espèces. Il paraît donc utile de rassembler l'essentiel de ce qui est actuellement connu à propos de ces substances.

II. — GÉNÉRALITÉS

La première gibbérelline a été isolée il y a une trentaine d'années parmi les substances produites par un champignon parasite du Riz, le *Fusarium moniliforme* (syn. *Gibberella fujikuroi*). Par la suite, des molécules analogues ont été découvertes chez tous les grands groupes du règne végétal : champignons, bactéries, algues, fougères, plantes supérieures.

Les progrès réalisés ces dernières années dans les méthodes d'analyse chimique, en particulier la mise au point et l'utilisation systématique de la chromatographie en phase gazeuse et des spectrographies infra-rouge ou de masse, ont permis récemment la détection d'un nombre élevé de composés gibbérelliques. Dans sa revue publiée en 1965, PALEG en recensait treize ; en 1970, LANG en signalait vingt-neuf, et on en compte actuellement trente-sept. Toutes sont construites sur la même ossature carbonée, le « squelette gibbane » (fig. 1) et portent au moins une fonction acide en C_{10}. Deux grands groupes peuvent être distingués en fonction de la présence ou de l'absence d'un pont lactone entre les carbones C_1 et C_{4a} (fig. 2).

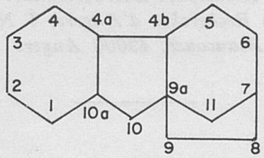


FIG. 1. — *Squelette gibbane.*

Les gibbérellines ont été pour la plupart isolées à partir du champignon *Fusarium moniliforme ;* beaucoup plus rares sont celles qui ont été obtenues à partir de quelques espèces végétales supérieures. On peut donc s'attendre à de nouvelles découvertes lorsque sera élargie la gamme d'espèces travaillées, le nombre de molécules existantes étant vraisemblablement très supérieur aux trente-sept déjà identifiées. Il est remarquable en effet que chez un même végétal on puisse trouver jusqu'à six molécules différentes, certaines d'entre elles n'étant très probablement que des précurseurs des quelques gibbérellines présentant réellement une activité biologique.

Les gibbérellines se rencontrent fréquemment liées, principalement à un glucoside, ce qui constitue vraisemblablement leur forme de stockage. En effet, pendant le développement de la graine et sa germination, il se produit une interconversion entre les formes libre et liée. Chez le Haricot d'Espagne, *Phaseolus coccineus*, le développement de la graine est marqué par une diminution de la teneur en GA_8 (SEMBDNER *et al.*, 1968) et une augmentation concomitante de glucoside de GA_8 qui est isolé en quantité importante dans la graine mûre (SCHREIBER *et al.*, 1970). Lorsque du GA_8 — glucoside marqué au tritium sur GA_8 est appliqué à des fruits en cours de maturation, il est stocké dans la graine ; après la germination, on constate que chez les plantules, le marquage diminue dans la fraction glucosidique (qui représente l'hormone liée) et augmente dans la fraction libre (SEMBDNER *et al.*, 1968). La forme liée intervient aussi dans le transport de ces substances, en les préservant peut-être d'une dégradation enzymatique : on la trouve en effet dans la sève des arbres (SEMBDNER *et al.*, 1968).

Presque tous les travaux relatifs à l'action des gibbérellines sur les végétaux ont été effectués avec GA_3. Quelques expériences ont été conduites avec GA_4 et GA_7, le plus souvent en mélange. Les autres gibbérellines, disponibles en quantités trop faibles, n'ont pratiquement jamais été utilisées. Il est donc abusif de généraliser les résultats obtenus, car GA_3 n'est pas obligatoirement la gibbérelline qui convient le mieux pour étudier l'action de ces substances sur une gamme étendue d'espèces végétales. En effet, si une plante ne synthétise pas GA_3, elle manque peut-être aussi de

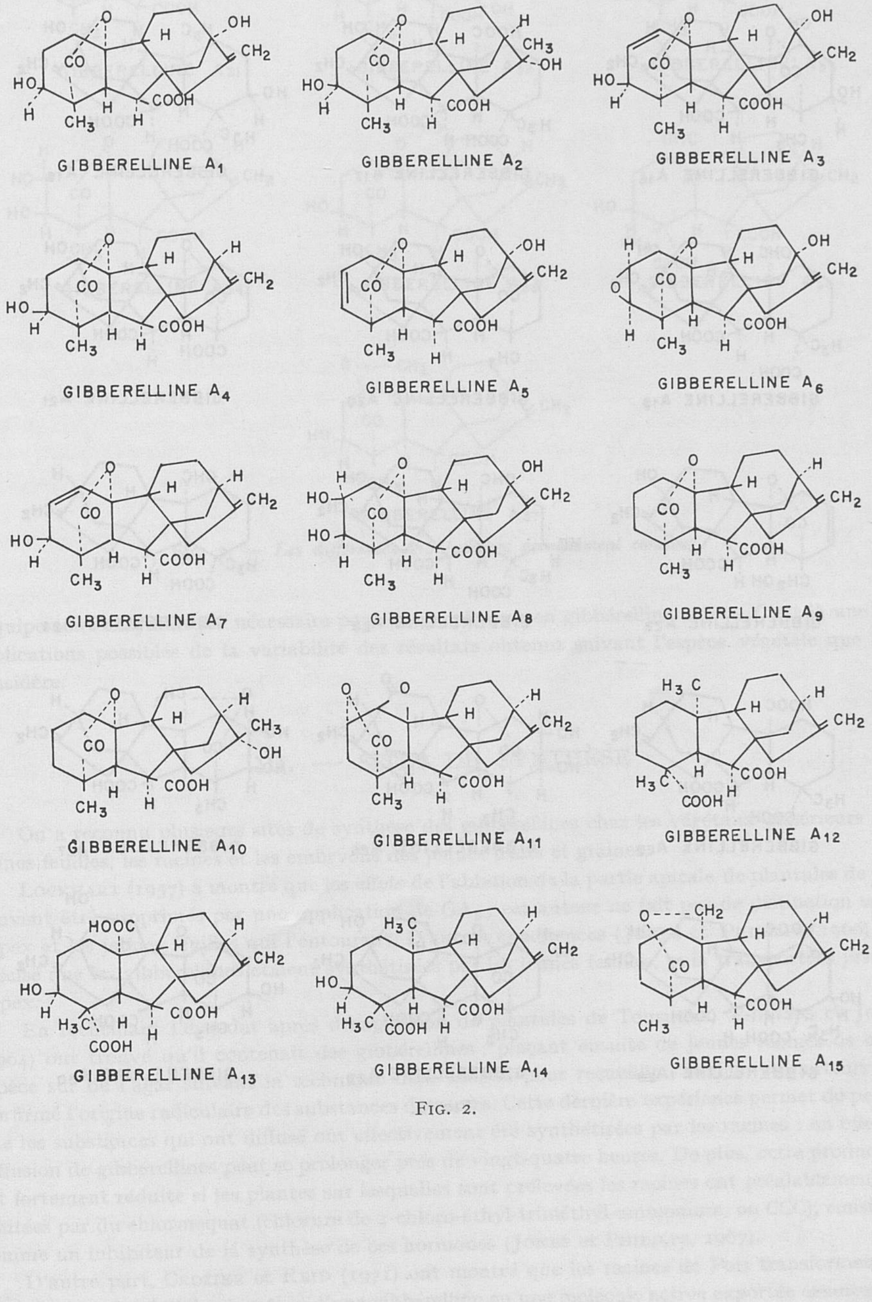

GIBBERELLINE A1
GIBBERELLINE A2
GIBBERELLINE A3
GIBBERELLINE A4
GIBBERELLINE A5
GIBBERELLINE A6
GIBBERELLINE A7
GIBBERELLINE A8
GIBBERELLINE A9
GIBBERELLINE A10
GIBBERELLINE A11
GIBBERELLINE A12
GIBBERELLINE A13
GIBBERELLINE A14
GIBBERELLINE A15

Fig. 2.

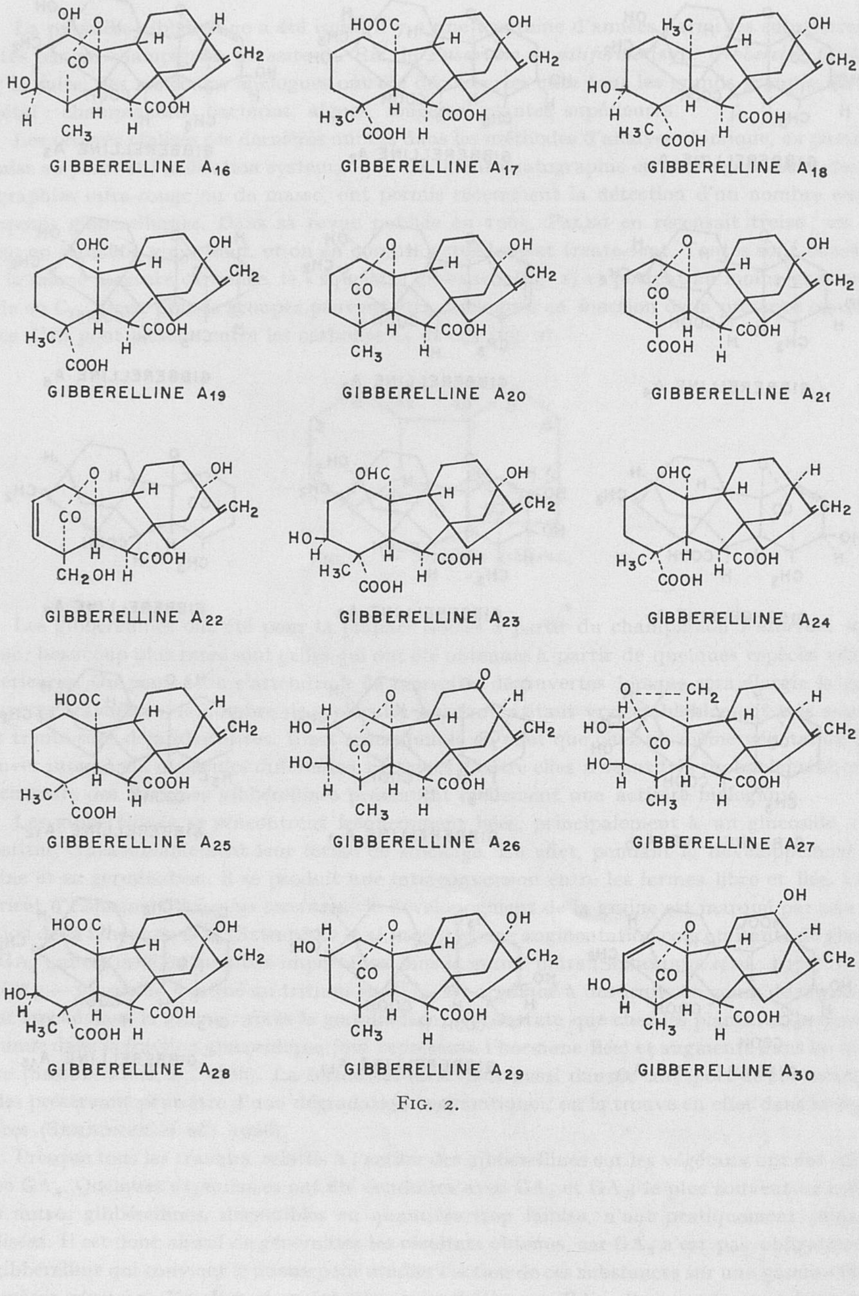

GIBBERELLINE A_{16}
GIBBERELLINE A_{17}
GIBBERELLINE A_{18}
GIBBERELLINE A_{19}
GIBBERELLINE A_{20}
GIBBERELLINE A_{21}
GIBBERELLINE A_{22}
GIBBERELLINE A_{23}
GIBBERELLINE A_{24}
GIBBERELLINE A_{25}
GIBBERELLINE A_{26}
GIBBERELLINE A_{27}
GIBBERELLINE A_{28}
GIBBERELLINE A_{29}
GIBBERELLINE A_{30}

FIG. 2.

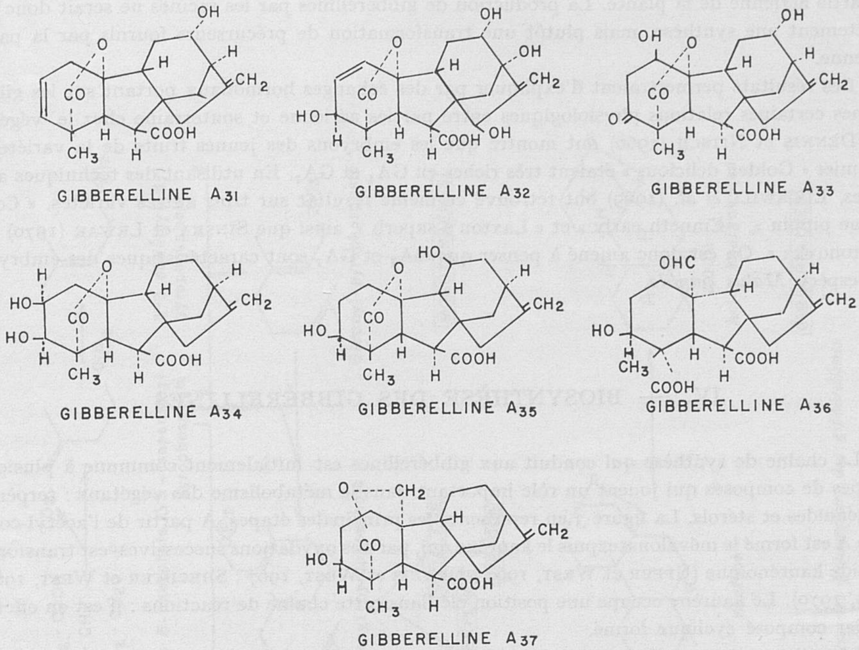


FIG. 2. — *Les différentes gibbérellines actuellement connues.*

l'équipement enzymatique nécessaire pour la transformer en gibbérelline active. C'est là une des explications possibles de la variabilité des résultats obtenus suivant l'espèce végétale que l'on considère.

III. SITES DE SYNTHÈSE

On a reconnu plusieurs sites de synthèse des gibbérellines chez les végétaux supérieurs : les jeunes feuilles, les racines et les embryons des jeunes fruits et graines.

LOCKHART (1957) a montré que les effets de l'ablation de la partie apicale de plantules de pois peuvent être supprimés par une application de GA_3 ; cet auteur ne fait pas de distinction entre l'apex et les jeunes feuilles qui l'entourent. D'autres expériences (JONES et PHILIPS, 1966) ont précisé que les gibbérellines étaient synthétisées par les jeunes feuilles, puis transportées jusqu'à l'apex.

En recueillant l'exsudat après décapitation de plantules de Tournesol, PHILLIPS et JONES (1964) ont trouvé qu'il contenait des gibbérellines ; plaçant ensuite de jeunes racines de cette espèce sur de l'agar suivant la technique déjà utilisée pour recueillir l'auxine, ces auteurs ont confirmé l'origine radiculaire des substances détectées. Cette dernière expérience permet de penser que les substances qui ont diffusé ont effectivement été synthétisées par les racines : en effet, la diffusion de gibbérellines peut se prolonger près de vingt-quatre heures. De plus, cette production est fortement réduite si les plantes sur lesquelles sont prélevées les racines ont préalablement été traitées par du chlormequat (chlorure de 2-chloro-éthyl-triméthyl-ammonium, ou CCC), considéré comme un inhibiteur de la synthèse de ces hormones (JONES et PHILILPS, 1967).

D'autre part, CROZIER et REID (1971) ont montré que les racines de Pois transforment un précurseur qui a déjà la structure d'une gibbérelline en une molécule active exportée ensuite vers

la partie aérienne de la plante. La production de gibbérellines par les racines ne serait donc pas exactement une synthèse, mais plutôt une transformation de précurseurs fournis par la partie aérienne.

Ces résultats permettraient d'expliquer par des échanges hormonaux portant sur les gibbérellines certaines relations physiologiques entre parties aérienne et souterraine chez le végétal.

Dennis et Nitsch (1966) ont montré que les embryons des jeunes fruits de la variété de Pommier « Golden delicious » étaient très riches en GA_4 et GA_7. En utilisant des techniques analogues, Luckwill *et al.* (1969) ont retrouvé ce même résultat sur trois autres variétés, « Cox's orange pippin », « Emneth early » et « Laxton's superb », ainsi que Sinska et Lewak (1970) sur « Antonovka ». On est donc amené à penser que GA_4 et GA_7 sont caractéristiques des embryons de l'espèce *Malus pumila*.

IV. — BIOSYNTHÈSE DES GIBBÉRELLINES

La chaîne de synthèse qui conduit aux gibbérellines est initialement commune à plusieurs groupes de composés qui jouent un rôle important dans le métabolisme des végétaux : terpènes, caroténoïdes et stérols. La figure 3 en représente les principales étapes. A partir de l'acétyl-coenzyme A est formé le mévalonate, puis le kaurène qui, par des oxydations successives, est transformé en acide kaurénoïque (Upper et West, 1967 ; Dennis et West, 1967 ; Shechter et West, 1969 ; Lang, 1970). Le kaurène occupe une position-clé dans cette chaîne de réactions : il est en effet le premier composé cyclique formé.

Jusqu'à maintenant, il n'a pas été possible de démontrer chez une plante supérieure la formation de gibbérelline à partir du kaurène ou de ses précurseurs. Cependant il a été montré que :

— le copalyl-pyrophosphate, le kaurène, le kaurénol et l'acide kaurénoïque sont incorporés dans les gibbérellines synthétisées par *Fusarium moniliforme* (Cross *et al.*, 1963-1964 ; Graebe *et al.*, 1965 ; Verbiscar *et al.*, 1967 ; Shechter et West, 1969) ;

— le mycélium et les extraits acellulaires du champignon transforment le mévalonate en géranyl-géranyl-pyrophosphate, puis en kaurène (Upper et West, 1967 ; Cross *et al.*, 1967 ; Shechter et West, 1969).

Comme la chaîne de synthèse conduisant au kaurène est commune au *Fusarium* et aux plantes supérieures étudiées (Potiron, Ricin), il est raisonnable de penser que la transformation du kaurène en gibbérellines démontrée chez ce champignon s'effectue d'une manière analogue chez les végétaux supérieurs. Cette hypothèse est renforcée par le fait que certains produits intermédiaires donnent des réponses dans quelques essais biologiques spécifiques des gibbérellines. Ainsi le kaurénol et l'acide kaurénoïque provoquent la croissance des maïs nains d_1 et d_2 (Katsumi *et al.*, 1964). Ces mêmes composés, ainsi que le kaurène, provoquent également la croissance du riz nain (Murakami, 1968 *a*).

Entre l'acide kaurénoïque et la première gibbérelline formée se place une étape très importante de la chaîne de synthèse : il s'agit de la contraction de l'anneau B (passage d'un cycle à six atomes de carbone à un cycle à cinq). Le carbone expulsé se retrouve sous forme d'une fonction aldéhyde en C_7, ce qui correspond à la position 10 du squelette gibbane. Le composé aldéhydique correspondant a effectivement été trouvé dans les produits du métabolisme du *Fusarium monoliforme* (Hanson et White, 1969 ; Graebe *et al.*, 1972). La première gibbérelline formée à partir de cet intermédiaire est GA_{12}, qui est ensuite convertie en GA_3 et GA_{13} chez le champignon (Cross, Norton et Stewart, 1968).

Un autre composé pouvant jouer un rôle important dans la synthèse des gibbérellines est le stéviol, isolé sous forme de glucoside chez *Stevia rebaudiana*. Synthétisé par la plante à partir d'acétate et de mévalonate en passant par le kaurène et l'acide kaurénoïque (Ruddat, Heftmann et Lang, 1965), il manifeste une activité analogue à celle des gibbérellines dans un certain nombre

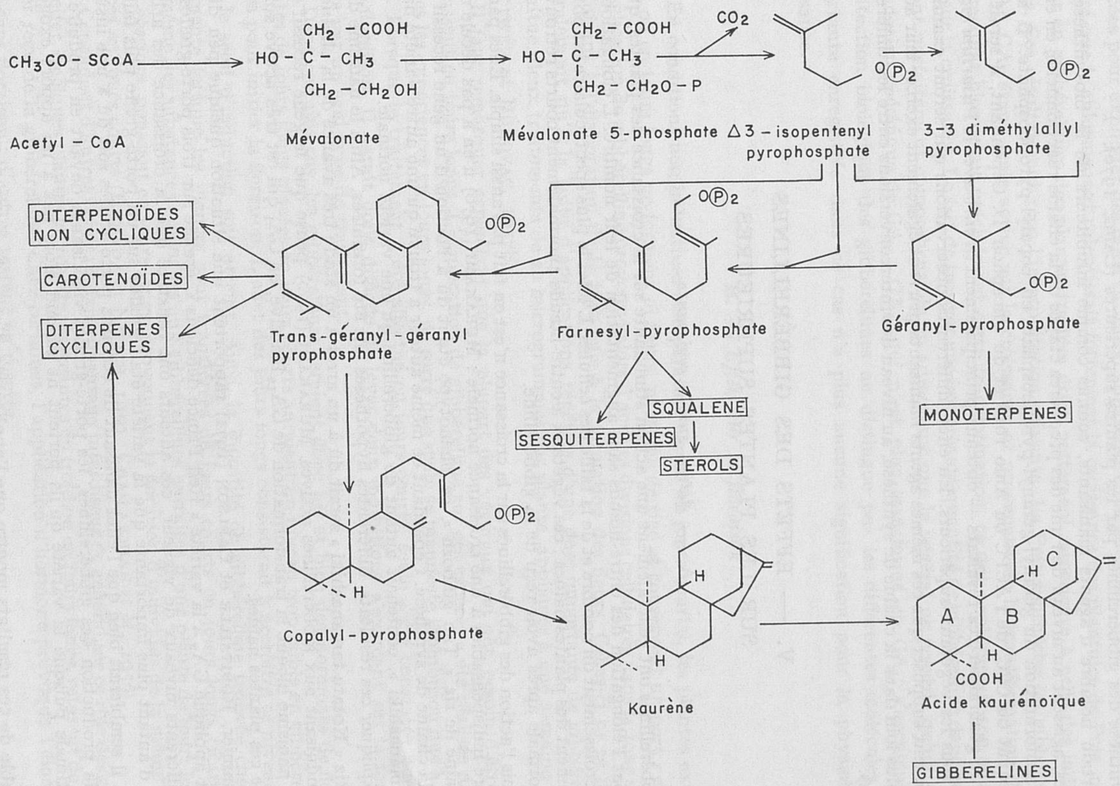


FIG. 3. — *Principales étapes de la synthèse des précurseurs des gibbérellines* (d'après LANG, 1970).

d'essais biologiques (Ruddat, Lang, Mosetting, 1963 ; Katsumi *et al.*, 1964 ; Murakami, 1968 *c*). D'autre part il est transformé par le *Fusarium moniliforme* en un composé de structure indéterminée, mais qui possède une activité gibbérellique (Ruddat, Heftmann et Lang, 1965). Si sa présence — ou celle de composés très voisins — était confirmée chez d'autres végétaux, on pourrait alors considérer la chaîne de réactions dont fait partie le stéviol comme la voie originale et spécifique de synthèse des gibbérellines par les plantes supérieures (Lang, 1970).

Un certain nombre d'agents manisants, connus comme inhibiteurs de la biosynthèse des gibbérellines, agissent au niveau de l'une des premières étapes de la chaîne réactionnelle, en empêchant la transformation du géranyl-géranyl-pyrophosphate en copalyl-pyrophosphate. Il s'agit du chlormequat ou CCC, de l'ACPC ou Amo 1618 et du Phosphon D. Cependant, il serait très dangereux de généraliser ces résultats — obtenus principalement *in vitro* avec le *Fusarium moniliforme* — à tous les végétaux supérieurs. En effet, différentes observations qui seront examinées plus loin laissent supposer que ces mêmes agents manisants peuvent également exercer leur action beaucoup plus loin dans la chaîne de synthèse, au niveau des interconversions entre les différentes gibbérellines.

V. — EFFETS DES GIBBÉRELLINES SUR LES PLANTES SUPÉRIEURES

A. — *Action sur la croissance*

Les gibbérellines ont généralement une action stimulante sur la croissance des plantes, qui se manifeste par l'élongation des entre-nœuds sans augmentation de leur nombre. L'élongation est due à un accroissement du nombre et de la taille des cellules. L'effet le plus spectaculaire est obtenu par le traitement des plantes naines ; ces végétaux à entre-nœuds anormalement courts retrouvent une taille normale après avoir reçu de la gibbérelline.

Toutefois l'action des gibbérellines sur la croissance n'est en fait pas aussi simple. Elles paraissent bien être indispensables à une croissance normale : Murakami (1970) n'en a pas décelé chez la variété naine de riz « Tan ginbozu », ce phénotype étant dû à l'action d'un gène récessif qui interrompt la chaîne de synthèse. Cependant ce même auteur a trouvé qu'une autre variété naine « Kotate tamanashiki », contenait autant de gibbérelline qu'une variété normale.

Pour expliquer ces résultats, différentes hypothèses ont été formulées. Ainsi le nanisme de la variété de Riz « Kotate tamanashiki » serait dû à un arrêt à un stade très avancé de la chaîne de synthèse conduisant aux gibbérellines actives. Murakami (1970) pense que le gène récessif responsable du nanisme bloque la transformation de GA_{19} inactive, en GA_1 qui est très active sur la croissance de ces plantes naines.

Sur Pommier, Robitaille et Carlson (1971) rapportent une situation quelque peu différente. Ayant appliqué GA_3 à la variété « Red Prince delicious », greffée sur trois porte-greffes lui conférant différents niveaux de vigueur, ces auteurs ont constaté que la croissance des arbres traités était d'autant plus importante que la variété était greffée sur un porte-greffe plus faible. Dans ce cas, il semblerait bien que l'effet nanisant de certains porte-greffes soit dû à une insuffisance dans la production des gibbérellines, les porte-greffes vigorisants devant en produire en quantité optimale puisque la variété qu'ils portent ne répond alors pas à un apport exogène d'hormone.

L'ensemble de ces résultats montre que l'application d'une même gibbérelline, très généralement GA_3, à plusieurs espèces végétales, provoque des réponses très différentes. Ceci s'explique aisément si la molécule fournie n'est pas obligatoirement celle qui est réellement active sur la croissance de chacune des espèces. D'autre part, les espèces végétales ne sont probablement pas toutes aptes à répondre avec la même intensité à une stimulation de leur métabolisme, peut-être en raison de différences dans leur capacité à convertir GA_3 en une autre gibbérelline qui, elle, serait active sur la croissance. Enfin parmi les hypothèses qu'il est possible de formuler pour expli-

quer les phénomènes observés, il ne faut pas négliger la défaillance éventuelle du système de dégradation des gibbérellines. N'étant alors plus détruites, elles s'accumuleraient en provoquant une réduction de la croissance semblable à celle qui est constatée dans les essais biologiques lorsque la concentration hormonale est supérieure à l'optimum.

Des résultats expérimentaux récents donnent plus de consistance à ce type d'hypothèses avancées pour expliquer des observations d'apparence contradictoire. REID et CROZIER (1970) ont montré que le chlormequat ralentissait fortement la croissance des plantules de Pois, mais que la teneur en gibbérellines des plantes traitées était nettement supérieure à celle des individus non traités. Ces résultats ont reçu l'interprétation suivante. Le Pois synthétise les gibbérellines GA_1 et GA_5, GA_1 étant seule active sur la croissance et provenant de la transformation de GA_5. Le chlormequat bloquerait précisément cette transformation, ce qui expliquerait son action inhibitrice sur la croissance. Le fait de trouver une importante quantité de gibbérelline dans les plantules devient parfaitement compréhensible en admettant que le végétal ne possède qu'un système de dégradation spécifique de GA_1 : GA_5, qui n'est plus transformé en GA_1, s'accumule. Comme la détection biologique des gibbérellines ne distingue pas les différentes molécules, la teneur importante enregistrée dans ce cas n'a plus aucune signification pour la physiologie de la croissance.

B. — *Effets sur la floraison*

En conditions non inductives (température élevée ou jours courts), les plantes exigeantes en froid ou en jours longs ne forment ni fleurs, ni même de tige et conservent un port « en rosette ». L'application de gibbérelline provoque alors d'actives divisions cellulaires dans la zone sub-apicale, conduisant à l'élaboration de la tige puis à la formation des fleurs. Celles-ci ne se développent généralement qu'à la suite d'applications répétées d'une dose importante de gibbérelline : chez la Laitue, deux traitements de 20 microgrammes par plante, appliqués à une semaine d'intervalle (WITTWER et BUKOVAC, 1957).

Il faut remarquer cependant que la plupart des végétaux qui ont besoin d'être vernalisés fleurissent en jours longs. L'application de gibbérelline sur ces espèces a été réalisée dans presque toutes les expériences en jours longs, de sorte que seule se manifeste l'inhibition due à la température. Lorsque le traitement a été effectué en jours courts, seule a été constatée une élongation sans floraison. Il paraît donc difficile de lever deux inhibitions s'exerçant sur la formation des fleurs par un seul type de traitement.

Dans certains cas, les gibbérellines seraient donc bel et bien des hormones de floraison. Les plantes de jours longs placées en jours courts auraient un niveau trop faible en gibbérellines endogènes pour initier la floraison. L'effet des jours longs consisterait à accroître ce niveau jusqu'à ce que le seuil d'induction soit atteint. Ainsi, la quantité de gibbérelline trouvée chez l'Épinard augmente lorsque les plantes sont transférées de jours courts en jours longs (RADLEY, 1963). De même, les substances analogues aux gibbérellines extraites d'une plante de jours longs, *Rudbeckia speciosa*, poussant en jours longs, provoquent la floraison d'individus de la même espèce mais placés en jours courts (HARADA et NITSCH, 1959 ; CHAILAKHIAN *et al.*, 1959).

Cependant d'autres résultats expérimentaux interdisent de généraliser ce rôle des gibbérellines. En effet, quelques plantes en rosette, exigeantes en froid ou en jours longs, refusent de fleurir après avoir reçu de la gibbérelline. Chez certaines, l'application d'hormone provoque l'élongation de la tige sans floraison ; d'autres restent en rosette.

Une partie de ces échecs des tentatives d'induction de la floraison par un traitement à la gibbérelline est peut-être due au fait que la dose et la substance employées sont mal adaptées à l'effet recherché. Ainsi GA_1 et GA_3 sont plus efficaces pour provoquer la floraison de la Laitue que GA_2 et GA_4 (BUKOVAC *et al.*, 1958). De même, chez *Myosotis alpestris*, GA_3 provoque seulement la floraison alors que GA_7 induit à la fois l'élongation de la tige et la formation des fleurs (MICHNIEWICZ et LANG, 1962).

D'autres observations suggèrent que l'action de la gibbérelline est limitée à l'élongation, l'initiation florale étant due à un autre stimulus. Chez la Jusquiame, *Hyoscyamus niger*, la formation du primordium floral précède l'élongation des entre-nœuds lorsque la floraison est induite par les jours longs. Or la gibbérelline appliquée à ces plantes maintenues en jours courts provoque l'élongation avant que les primordia ne soient formés (MUIR et KURAISHI, 1963). D'une manière analogue, certains génotypes de trèfle rouge demandent pour fleurir à la fois de la gibbérelline et des jours longs, ce qui montre que leur floraison dépend d'au moins deux types de stimulation.

Enfin dans un certain nombre de cas les gibbérellines peuvent empêcher la floraison. Rares sont les plantes de jours courts qui fleurissent à la suite d'une application de gibbérelline : généralement, la floraison est retardée ou inhibée par le traitement. De même, sur des poiriers de la variété « Williams », une pulvérisation de GA_3 à la pleine floraison a significativement diminué la floraison de l'année suivante (LLORENTE, BRIAN et HUET, 1972).

Il est donc extrêmement difficile de définir clairement le rôle des gibbérellines dans les processus de floraison. Une partie des difficultés rencontrées est due à l'emploi de GA_3 seulement dans la plupart des expériences. Le reste provient de ce que l'effet physiologique d'une hormone végétale comme la gibbérelline est le résultat d'intéractions complexes avec d'autres, telles que les cytokinines, l'auxine, l'acide abscissique, ou divers composés phénoliques. Enfin rien ne permet d'affirmer que toutes les espèces végétales répondent d'une manière uniforme à un même équilibre entre substances de croissance.

C. — *Effets sur la dormance des bourgeons*

L'état de dormance, qui se caractérise par l'arrêt à peu près total de toutes les activités métaboliques, a été expliqué par l'action d'équilibres hormonaux ayant des effets antagonistes sur la croissance.

L'entrée en dormance chez les végétaux ligneux s'accompagne généralement d'une augmentation de l'activité de la fraction des extraits qui, dans les essais biologiques, contient normalement l'acide abscissique (EAGLES et WAREING, 1963 ; CORNFORTH *et al.*, 1965). Au fur et à mesure que la dormance devient moins profonde cette activité diminue.

L'évolution des gibbérellines au cours de la levée de la dormance a été suivie par EAGLES et WAREING (1964) sur des bourgeons de *Betula pubescens*. En décembre, alors que la dormance est profonde, les essais biologiques révèlent dans les extraits la présence de substances analogues aux gibbérellines dans la zone de Rf 0,8 à 1,0. Cette activité disparaît en avril et une nouvelle zone active est décelée vers Rf 0,3-0,4. Les substances correspondantes seraient responsables de l'éclosion des bourgeons au printemps.

CHAILAKHIAN *et al.* (1959) trouvent que, après un traitement au froid, des bourgeons de *Prunus persica* présentent une très nette augmentation de l'activité de substances analogues aux gibbérellines. De même, on a constaté chez *Rubus nigrum* une augmentation d'activité de substances de type gibbérellique au cours de l'hiver.

Il semble donc bien que des variations quantitatives et qualitatives de substances de type gibbérellique soient liées au processus de levée de la dormance. D'ailleurs, un apport de gibbérelline exogène est quelquefois efficace pour lever la dormance de bourgeons d'arbres ou de tubercules. Ainsi GA_3 peut lever la dormance des bourgeons du Pêcher (DONOHO *et al.*, 1957) alors qu'elle a très peu d'effets sur ceux du Poirier. Chez *Vitis vinifera* et *Prunus avium*, au contraire, un traitement par GA_3 prolonge la dormance (WEAVER, 1959 ; BRIAN *et al.*, 1959). Sur plusieurs espèces, il a été observé que la réponse variait selon l'état de dormance : il était possible de la lever par GA_3 en octobre et janvier, mais pas en novembre. Il faut cependant considérer l'ensemble de ces résultats avec circonspection, car, chez les végétaux ligneux, il n'est pas possible de définir de façon précise l'état physiologique initial des bourgeons traités.

Chez la Pomme de terre, à l'approche de la levée complète de la dormance, on constate une

diminution du niveau des inhibiteurs et une augmentation des gibbérellines. Cependant GA_3 ne peut lever la dormance des bourgeons de cette espèce (Madec, 1967).

Enfin la gibbérelline n'élimine pas davantage la dormance chez le Topinambour. Courduroux (1972) a montré que le traitement par GA_3 provoquait sur des fragments de tubercule dormant cultivés *in vitro* une réponse temporaire suivie d'une nouvelle tubérisation, ce qui indique que la dormance n'est très probablement pas levée entièrement.

D. — *Effets sur la dormance des graines*

L'acide gibbérellique GA_3 provoque la germination d'un certain nombre de graines exigeantes en lumière et qui sont maintenues à l'obscurité : par exemple les graines de Laitue (Kahn *et al.*, 1957). Il provoque également la germination de graines dont la dormance est normalement levée par un séjour plus ou moins prolongé au froid humide (Kallio et Piiroinen, 1959 ; Spicer et Dionne, 1961). Cependant, dans ce dernier cas, il n'est pas possible d'affirmer que GA_3 a réellement levé la dormance, les graines humides ayant toujours subi un traitement partiel au froid. Par contre l'acide gibbérellique est resté sans effet sur les semences de Pommier, de Pêcher (Flemion, 1959), de Noisetier et de Hêtre (Frankland, 1961), aucun traitement ne remplaçant l'action du froid humide.

GA_3 est efficace pour déclencher la croissance de plantules issues de graines dont les besoins en froid n'ont pas été pleinement satisfaits. Dans ce cas, la graine germe, mais la plante reste naine. Une application de gibbérelline assure alors généralement une croissance normale (Nitsch, 1957).

VI. — DÉTECTION DES GIBBÉRELLINES

La présence de gibbérellines dans un extrait végétal plus ou moins purifié peut être décelée soit par des essais biologiques, soit par des techniques physico-chimiques.

A. — *Les essais biologiques*

Ce type de méthode est le plus fréquemment utilisé, en raison de sa très grande sensibilité et du fait qu'il n'est pas nécessaire de mettre en œuvre des appareillages très sophistiqués. Après purification, l'extrait végétal est soumis à une séparation par chromatographie sur papier, couche mince ou colonne, et différentes fractions sont recueillies après élution. On applique ensuite ces différentes fractions à des végétaux entiers, des organes ou des fragments d'organes chez lesquels elles induisent des réactions physiologiques caractéristiques si elles contiennent des substances analogues aux gibbérellines à une concentration convenable. Les principaux essais biologiques utilisés sont les suivants :

1. *Essais utilisant des plantes entières.*

— Riz nain (Ogawa, 1963 ; Kato *et al.*, 1966 ; Murakami, 1968 *b*) ;
— Pois nain (Brian et Hemming, 1955 ; Radley, 1958) ;
— Maïs nain (West et Phinney, 1956 ; Phinney *et al.*, 1957) ;
— Concombre (Brian et Hemming, 1961) ;
— Laitue (Frankland et Wareing, 1960).

Tous sont basés sur l'activation de la croissance de la plante entière ou d'une partie (le plus souvent l'hypocotyle) sous l'action des gibbérellines. L'intensité plus ou moins grande de la réponse a été utilisée comme dosage de la quantité d'hormone, avec des fortunes diverses.

2. *Essais utilisant des fragments de plantes.*

— Sénescence de disques de feuilles :

- de *Rumex* (WHYTE et LUCKWILL, 1966) ;
- de *Taraxacum* (FLETCHER et OSBORNE, 1966).

Les gibbérellines inhibent le processus de sénescence foliaire, que l'on peut suivre par la dégradation des chlorophylles.

— Expansion de fragments de feuilles :

- de Radis (HASHIMOTO et YAMAKI, 1960) ;
- de Pois (WHEELER, 1960) ;
- de Pommier (EDWARDS et JONES, 1965).

Dans ce cas, les gibbérellines intensifient la croissance, et on mesure la croissance diamétrale du fragment.

3. *Essais utilisant un organe particulier.*

Il s'agit toujours de la graine d'une céréale dépourvue de son embryon. Trois espèces ont été utilisées :

- Orge (PALEG, 1960) ;
- Blé (PROANO et GREEN, 1968) ;
- Riz (MURAKAMI, 1966).

Les gibbérellines induisent la formation d'α-amylase par l'endosperme, et la quantité d'enzyme formée est dosée soit directement, soit indirectement.

Une excellente revue des différents essais biologiques, indiquant les sensibilités spécifiques à chaque gibbérelline et les variantes d'exécution, a été réalisée par BAILISS et HILL (1971). Il faut souligner que la sensibilité de ces essais biologiques est variable suivant le matériel végétal utilisé et les gibbérellines considérées. Ainsi GA_{26} ne provoque pratiquement aucune réponse avec la gamme d'espèces disponible pour effectuer les essais, alors que les molécules de GA_1 à GA_7 se sont montrées presque toujours très actives. Le principal avantage des essais biologiques reste leur très grande sensibilité : ils permettent de déceler la présence de gibbérellines à des concentrations de l'ordre du microgramme par litre. Il suffit alors de quelques dizaines de grammes de matériel végétal pour révéler la présence d'une activité gibbérellique.

Enfin il faut souligner qu'il serait souhaitable de disposer d'une gamme d'essais biologiques bien adaptés à l'espèce végétale sur laquelle est effectué le travail. En effet, un certain nombre de molécules doivent échapper à toute détection parce qu'elles ne provoquent pas de réaction sur l'espèce utilisée dans l'essai alors qu'elles ont une activité physiologique chez l'espèce étudiée.

B. — *Les méthodes physico-chimiques*

Ont été utilisées séparément ou en combinaison la chromatographie sur couche mince suivie de révélation, la chromatographie en phase gazeuse, la spectrographie infra-rouge et la spectrographie de masse.

1. *La chromatographie sur couche mince.*

Cette méthode a été la première des techniques physico-chimiques à être appliquée aux gibbérellines. Différents supports sont utilisés, le plus souvent un gel de silice (PALEG, 1965). Après séparation des molécules de gibbérelline à l'aide d'un solvant convenable, la plaque est « révélée » par une pulvérisation d'acide sulfurique suivie d'un chauffage à 120°C. Les principales gibbérellines montrent alors une fluorescence de couleur caractéristique lorsqu'elles sont examinées en lumière ultra-violette.

Les Rf obtenus dans des conditions aussi parfaitement déterminées que possible restent très variables. Aussi la méthode ne peut guère être utilisée pour identifier avec des garanties suffisantes une gibbérelline inconnue si l'on ne possède pas une série de gibbérellines-étalons que l'on fait migrer sur la plaque avec l'extrait contenant la substance à déterminer. Même si cette dernière condition est réalisée, des ambiguïtés demeurent, car des molécules autres que les gibbérellines possèdent la propriété d'émettre une fluorescence après révélation par l'acide sulfurique. Enfin certains corps inséparables des gibbérellines avec les systèmes de solvants utilisés provoquent l'extinction de la fluorescence (différents composés phénoliques en particulier).

2. *La chromatographie en phase gazeuse.*

Permettant de mieux caractériser les molécules que la chromatographie en couche mince, c'est une méthode assez couramment utilisée. Cependant, à cause du système de détection qui est employé, elle n'est sensible qu'à une quantité de substance relativement importante et demande une concentration des extraits de l'ordre de un microgramme par microlitre. Comme la chromatographie sur couche mince, elle nécessite l'établissement d'une chromatographie de référence avec une gamme de gibbérellines pures avant que ne puisse être analysé l'extrait qui, en outre, doit être fortement purifié.

C'est donc une technique qui nécessite une quantité importante de matériel végétal au départ, et qui reste assez délicate à utiliser.

3. *La spectrographie infra-rouge et la spectrographie de masse.*

Ce sont les seules méthodes qui, basées sur les propriétés physiques des molécules, permettent d'identifier une gibbérelline sans que soit connue au préalable sa formule exacte. Leur application est toutefois très délicate, elles nécessitent une purification très rigoureuse des extraits et consomment beaucoup de matière. Il n'est donc pas question de pouvoir les considérer pour des identifications de routine dans les extraits bruts obtenus.

VII. — EFFETS SUR LA SYNTHÈSE D'ENZYMES ET MODE D'ACTION PRIMAIRE

La somme des connaissances rassemblées ces dernières années sur les gibbérellines est considérable et met bien en évidence le rôle fondamental joué par ces composés dans le métabolisme du végétal. Cependant un point très important reste encore dans l'ombre, puisque l'on ignore le mode d'action primaire de ces substances.

Un certain nombre de faits expérimentaux et les connaissances récemment acquises en biologie moléculaire ont laissé supposer que les gibbérellines pourraient exercer leur action en mettant en service des informations génétiques nouvelles qui permettraient en particulier la synthèse des enzymes participant aux processus de croissance, de floraison, de dormance, etc.

Ainsi, la formation d'enzymes hydrolytiques est indispensable à la germination pour libérer les éléments trophiques à partir des réserves polymérisées : lorsque germent des graines de céréales, on observe une augmentation des amylases et des protéases (BRIGGS, 1963). L'embryon est nécessaire à ces synthèses car c'est lui qui produit les gibbérellines activatrices (RADLEY, 1967). En effet, il est possible de provoquer la synthèse d'α-amylase par le demi grain d'orge dépourvu de son embryon à condition de lui fournir de la gibbérelline (PALEG, 1961 ; MAC LEOD *et al.*, 1964). De même, la gibbérelline stimule la production de toute une série d'autres enzymes : ATPase, GTPase, galactosidase, phosphatases, péroxydase (POLLARD, 1969).

Cependant les nombreuses études réalisées à partir d'un système biologique relativement simple, la couche à aleurone du grain d'orge, n'ont pas encore permis de déterminer le site d'action

primaire de l'acide gibbérellique GA_3, *a fortiori* des autres molécules de gibbérellines. En général, l'incubation de cette couche à aleurone en présence de GA_3 se traduit par une nette augmentation de la vitesse de synthèse de l'α-amylase. Cependant la quantité totale d'enzyme formée est quelquefois la même sans hormone. Ceci est en contradiction avec d'autres expériences (CHRISPEELS *et al.*, 1967 ; JACOBSEN *et al.*, 1967) qui, laissant penser que la gibbérelline induisait la synthèse de l'enzyme suggéraient une action de GA_3 au niveau de la transcription de l'ADN (JOHRI et VARNER, 1968).

Si dans une première série d'hypothèses il a été attribué à GA_3 un rôle d'inducteur analogue à celui joué par le lactose dans le système produisant la β-galactosidase chez *E. coli*, les voies de recherche s'orientent maintenant vers d'autres modes de régulation. En effet, la multiplicité des actions que produisent les différentes gibbérellines nécessite l'intervention de ces hormones sur des systèmes de contrôle qui n'agissent pas seulement au niveau de la transcription.

VIII. — CONCLUSION

Bien qu'ayant progressé très rapidement depuis environ dix ans, les connaissances acquises sur les gibbérellines sont encore insuffisantes pour qu'une utilisation tout à fait rationnelle puisse en être effectuée par les généticiens dans leurs programmes d'amélioration des végétaux supérieurs. Les principales étapes de la biosynthèse ont été déterminées, les sites de production reconnus, et un certain nombre d'effets sur la croissance et le développement des plantes, recensés. Cependant les méthodes de séparation et de caractérisation des substances du type des gibbérellines ne présentent pas actuellement un pouvoir de discrimination suffisant entre les différentes molécules. D'autre part GA_3 est la seule de ces substances qui ait été appliquée à un nombre élevé d'espèces végétales, sans que l'on ait pu préciser si elle permettait de généraliser les réactions enregistrées. Certains résultats prouveraient plutôt que cette généralisation est abusive.

Il semble donc raisonnable que le généticien préoccupé par le rôle des gibbérellines dans la physiologie de son matériel s'en tienne encore quelque temps à la seule description des corrélations observées entre, par exemple, rythme de croissance, présence d'un gène particulier, et niveau global en gibbérellines. Il ne peut chercher à établir de relation de cause à effet entre une molécule et une réponse. Ni les connaissances acquises, ni les techniques disponibles ne le lui permettent encore.

Reçu pour publication en septembre 1973.

REMERCIEMENTS

Nous remercions très vivement MM. POUGET et GANDAR, du C. R. A. de Bordeaux, pour leurs suggestions au cours de l'élaboration de ce manuscrit.

SUMMARY

Recent knowledge on gibberellins is reviewed : structure, sites and steps of biogenesis, activity, function, techniques for identification. Bibl. 80.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAILISS K. W., HILL T. A., 1971. Biological assays for gibberellins. *Bot. Rev.*, **37**, 4, 437-479.

BRIAN P. W., HEMMING H. G., 1955. The effect of gibberellic acid on shoot growth of pea seedlings. *Physiol. Plant.*, **8**, 669-681.

BRIAN P. W., PETTY J. H. P., RICHMOND P. T., 1959. Extended dormancy of deciduous woody plants treated in automn with gibberellic acid. *Nature*, **184**, p. 69.

BRIAN P. W., HEMMING H. G., 1961. Promotion of cucumber hypocotyl growth by two new gibberellins. *Nature*, **189**, p. 74.

BRIGGS D. E., 1963. Biochemistry of barley germination. Action of gibberellic acid on barley endosperm. *J. Inst. Brew.*, **69**, 13-19.

BUKOVAC M. J., WITTWER S. H., 1958. Comparative biological effectiveness of the gibberellins. *Nature* **181**, p. 1484.

CHAILAKHYAN M. Kh., LOZHNIKOVA V. N., 1959. Effects of gibberellin-like substances extracted from the leaves of various plants on the growth and development of *Rudbeckia*. *Dokl. Akad. Nauk. S. S. R.*, **128**, 1309-1312.

CHRISPEELS M. J., VARNER J. E., 1967. Gibberellic acid enhanced synthesis and release of α-amylase and ribonuclease by isolated barley aleurone layers. *Plant Physiol.*, **42**, 398-406.

CORNFORTH J. W., *et al.*, 1965. Identity of Sycamore « dormin » with abscissin II. *Nature*, **205**, 1269-1270.

COURDUROUX J. C., GENDRAUD M., TEPPAZ-MISSON C., 1972. Action comparée de l'acide gibbérellique exogène et du froid sur la repousse et la levée de dormance de tubercules de Topinambour (*Helianthus tuberosus* L.). *Physiol. végét.*, **10**, 503-514.

CROSS B. E. *et al.*, 1963. New metabolites of *Gibberella fujikuroi*. Part. II. The isolation of fourteen new metabolites. *J. chem. Soc.*, 2937-2943.

CROSS B. E., GALT R. H. B., HANSON J. R., 1964. The biosynthesis of gibberellins. Part I. (—) Kaurene as a precursor of gibberellic acid. *J. chem. Soc.*, 295-300.

CROSS B. E., GALT R. H. B., NORTON K., 1967. The biosynthesis of gibberellins. II. *Tetrahedron*, **24**, 231-237.

CROSS B. E., NORTON K., STEWART J. C., 1968. The biosynthesis of the gibberellins. Part III. *J. chem. Soc.*, 1054-1063.

CROZIER A., REID D. M., 1971. Do roots synthesize gibberellins? *Can. J. Bot.*, **49**, 967-975.

DENNIS F. J., NITSCH J. P., 1966. Identification of gibberellins A_4 and A_7 in immature apple seeds. *Nature*, **211**, 781-782.

DENNIS F. J., WEST C. A., 1967. Biosynthesis of gibberellins. III. The conversion of (—) Kaurene to (—) Kaurène-19- oic acid in endosperm of *Echinocystis macrocarpa* GREENE. *J. biol. Chem.*, **242**, 3293-3300.

DONOHO C. W. Jr, WALKER D. R., 1957. Effect of gibberellic acid on breaking of rest period in « Elberta » peach. *Science*, **126**, 1178-1179.

EAGLES C. F., WAREING P. F., 1963. Dormancy regulators in woody plants. *Nature*, **199**, 874-875.

EAGLES C. F., WAREING P. E., 1964. The role of growth substances in the regulation of bud dormancy. *Physiol. Plant.*, **17**, 667-709.

EDWARDS G. R., JONES O. P., 1965. The growth of apple leaf discs. *East Malling Ann. Rep. for* 1964, 140-142.

FLEMION F., 1959. Effect of temperature, light and gibberellic acid on stem elongation and leaf development in physiologically dwarfed seedlings of *Peach* and *Rhodotypos*. *Contr. Boyce Thompson Inst.*, **20**, 1, 57-70.

FLETCHER R. A., OSBORNE D. J., 1966. A simple bioassay for gibberellic acid. *Nature*, **211**, 743-744.

FRANKLAND B., 1961. Effect of gibberellic acid, kinetin and other substances on seed dormancy. *Nature*, **192**, 678-679.

FRANKLAND B., WAREING P. F., 1960. Effect of gibberellic acid on hypocotyl growth of lettuce seedlings. *Nature*, **185**, 255-256.

GRAEBE J. E. *et al.*, 1965. Biosynthesis of gibberellins. I. The biosynthesis of (—) kaurene, (—) kauren -19- ol and trans-geranyl-geraniol in endosperm nucellus of *Echinocystis macrocarpa* GREENE. *J. biol. Chem.*, **240**, 1847-1854.

GRAEBE J. E., MAC MILLAN J., 1972. The conversion of mevalonic acid into gibberellin A_{12}-aldehyde in a cell free system from *Cucurbita pepo*. *Planta* (Berl.), **102**, 261-271.

HANSON J. R., WHITE A. F., 1969. The oxydative modification of the kaurenoide ring B during gibberellin biosynthesis. *Chem. Commun.*, 410-411.

HARADA H., NITSCH J. P., 1959. Extraction d'une substance provoquant la floraison chez *Rudbeckia speciosa* WEND. *Bull. Soc. bot. France*, **106**, 451-454.

HASHIMOTO T., YAMAKI T., 1960. Comparative effectiveness of gibberellins A_1, A_2, A_3 and A_4 with special reference to that of A_1. *Bot. Mag.* (Tokyo), **73**, 64-68.

JACOBSEN J. V., VARNER J. E., 1967. Gibberellic acid induced synthesis of protease by isolated aleurone layers of barley. *Plant Physiol.*, **42**, 1596-1600.

JOHRI M. M., VARNER J. E., 1968. Enhancement of RNA synthesis in isolated pea nuclei by gibberellic acid. *Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A.*, **59**, 269-276.

JONES R. L., PHILILPS I. D. J., 1966. Organs of gibberellin synthesis in light grown sunflover plants. *Plant Physiol.*, **41**, 1381-1383.

JONES R. L., PHILLIPS I. D. J., 1967. Effect of CCC on the gibberellin content of excised sunflower organs. *Planta* (Berlin), **72**, 53-59.

KAHN A., GOSS J. A., SMITH D. E., 1957. Effect of gibberellin on germination of lettuce seed. *Science*, **125**, p. 645.

KALLIO P., PIIROINEN P., 1959. Effect of gibberellin on the termination of dormancy in some seeds. *Nature*, **183**, 1830-1831.

KATO J., *et al.*, 1966. Physiological activities of helminthosporol in comparison with those of gibberellin and auxin. *Planta*, **68**, 353-359.

KATSUMI M. B. *et al.*, 1964. Growth responses of the *d*-5 and an_1 mutants of maize to some kaurene derivatives. *Science*, **144**, 849-850.

LANG A., 1970. Gibberellins : structure and metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **21**, 537-570.

LLORENTE A., BRIAN C., HUET J., 1972. Effects de quelques substances de croissance sur l'induction florale chez le Poirier. *Ann. Amélior. Plantes*, **22** (1), 23-38.

LOCKHART J. A., 1957. Studies on the organ formation of the natural gibberellin factor in higher plants. *Plant. physiol.*, **32**, 204-207.

LUCKWILL L. C., WEAVER P., MACMILLAN J., 1969. Gibberellins and other growth hormones in apple seeds. *J. hort. Sci.*, **44**, 413-424.

MAC LEOD A. M., DUFFUS J. H., JOHNSTON C. S., 1964. Development of hydrolytic enzymes in germinating grain. *J. Inst. Brew.*, **70**, 521-528.

MADEC P., 1967. Levée et maintien de la dormance des tubercules et des bulbes. In *Les substances de croissance.* Journ. Et. Inform., Paris, 30 mai 1967, ACTA, 69-76.

MICHNIEWICZ M., LANG A., 1962. Effect of gibberellins A_1 to A_9 on flower formation in *Myosotis alpestris.* L. *Naturwissenschaften*, **49**, 211-212.

MUIR R. M., KURAISHI S., 1963. Diffusible auxin in long-day plants. *Plant Physiol.*, **38** (suppl.), XVII.

MURAKAMI Y., 1966. Bioassay of gibberellins using rice endosperm and some problems of its application. *Bot. Mag.* (Tokyo), **79**, 315-327.

MURAKAMI Y., 1968 *a.* Gibberellin-like activity of (—) kaurène, (—)-kauren-19-ol and (—) kauren-19-oic acid in leaf sheath elongation of « Tan ginbozu » dwarf of *Oryza sativa.* *Bot. Mag.* (Tokyo), **81**, 100-102.

MURAKAMI Y., 1968 *b.* The microdrop method, a new rice seedling test for gibberellins and its use for testing extracts of rice and Morning Glory. *Bot. Mag.* (Tokyo), **81**, 33-43.

MURAKAMI Y., 1968 *c.* Gibberellin-like activity of steviol in leaf sheath elongation of the « Tan Ginbozu » dwarf of *Oryza sativa.* *Bot. Mag.* (Tokyo), **81**, 464-466.

MURAKAMI Y., 1970. Dwarfing genes in rice and their relation to gibberellin biosynthesis. *Plant growth substances. 7th. intern. Conf. Plant growth substances* Carr. D. J. éd., Camberra, déc. 7-11-1970, Springer Verlag, Berlin, 166-174.

NITSCH J. P., 1957. Growth responses of woody plants to photoperiodic stimuli. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **70**, 512-525.

OGAWA Y., 1963. Studies on the conditions for gibberellin assay using rice seedling. *Plant Cell Physiol.*, **4**, 227-237.

PALEG L. G., 1960. Physiological effects of gibberellic acid. I. On carbohydrate metabolism and amylase activity on barley endosperm. *Plant Physiol.*, **35**, 293-299.

PALEG L. G., 1961. Physiological effects of gibberellic acid. III. Observations on its mod of action on barley endosperm. *Plant Physiol.*, **36**, 829-837.

PALEG L. G., 1965. Physiological effects of gibberellins. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **16**, 291-322.

PHILLIPS I. D. J., JONES R. L., 1964. Gibberellin-like activity in bleeding sap of root systems of *Helianthus annuus* detected by a new dwarf pea epicotyl assay and other methods. *Planta* (Berl.), **63**, 269-278.

PHINNEY B. O. *et al.*, 1957. Evidence for « gibberellin-like » substances from flowering plants. *Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A.*, **43**, 398-404.

POLLARD C. J., 1969. A survey of the sequence of some effects of gibberellic acid in the metabolism of cereal grains. *Plant Physiol.*, **44**, 1227-1229.

PROANO V. A., GREEN G. L., 1968. Endogenous gibberellins of a single gene dwarf mutant of bean. *Plant Physiol.*, **43**, 613-618.

RADLEY M., 1958. The distribution of substances similar to gibberellic acid in higher plants. *Ann. Bot.*, N. S. **22**, 297-307.

RADLEY M., 1963. Gibberellin content of spinach in relation to photoperiod. *Ann. Bot.* (Lond.), **27**, 373-377.

RADLEY M., 1967. Site of production of gibberellin-like substances in germinating barley embryos. *Planta* (Berl.), **75**, 164-171.

RADLEY M., 1970. Comparison of endogenous gibberellins and response to applied gibberellin of some dwarf and tall wheat cultivars. *Planta* (Berl.), **92**, 292-300.

REID D. M., CROZIER A., 1970. Stimulation of the levels of gibberellin-like substances by the growth retardants CCC and Amo 1618. *Plant Growth Substances, 7th intern. Conf. Plant. growth substances*, Carr D. J. (ed.), Canberra, déc. 7-11-1970, Springer Verlag Berl., 420-427.

ROBITAILLE H., CARLSON R. F., 1971. Response of dwarfed apple trees to stem injections of gibberellic and abscissic acids. *Hortscience*, **6**, 6, 539-540.

RUDDAT M., LANG A., MOSETTIG E., 1963. Gibberellin activity of steviol, a plant terpenoid. *Naturwissenschaften*, **50**, p. 23.

RUDDAT M., HEFTMANN E., LANG A., 1965. Conversion of steviol to a gibberellin-like compound by *Fusarium moniliforme*. *Arch. Biochem. Biophys.*, **111**, 187-190.

SCHREIBER K. J., WEILAND J., SEMBDNER G. J., 1970. Gibberellins. Isolation of gibberellin A_8-o (3)-β-D-glucopyranoside from *Phaseolus coccineus* fruit. *Phytochemistry*, **9**, 189-198.

SEMBDNER G. J. *et al.*, 1968. Isolation, structure and metabolism of a gibberellin glucoside. In *Plant growth regulators.* Soc. Chem. Ind. London, Monogr. nº 31, 70-86.

SHECHTER I., WEST C. A., 1969. Biosynthesis of gibberellins. IV. Biosynthesis of cyclic diterpenes from trans-geranyl-geranyl pyrophosphate. *J. biol. Chem.*, **244**, 3200-3209.

SIŃSKA I., LEWAK S., 1970. Apple seeds gibberellins. *Physiol. veg.*, **8**, 661-667.

SPICER P. B., DIONNE L. A., 1961. Use of gibberellin to hasten germination of *Solanum* seed. *Nature*, **189**, 327-328.

UPPER C. D., WEST C. A., 1967. Biosynthesis of gibberellins. II. Enzymic cyclisation of geranyl-geranyl pyrophosphate to kaurene. *J. biol. Chem.*, **242**, 3285-3292.

VERBISCAR A. J., *et al.*, 1967. Studies on the biosynthesis of gibberellins. II. The biosynthesis of gibberellins from (—) kaurenol and the conversion of gibberellins ^{14}C-GA_4, ^{14}C-GA_7 and ^{14}C-GA_3 by *Gibberella fujikuroi*. *Phytochemistry*, **6**, 807-814.

WEAVER R. J., 1959. Prolonging dormancy in *Vitis vinifera* with gibberellin. *Nature*, **183**, 1198-1199.

WEST C. A. *et al.*, 1968. Biosynthesis of gibberellin precursors and related diterpenes. In *Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances*, Wightman F., Setterfield G. (ed.), Ottawa, Runge. Press, 313-332.

WHEELER A. W., 1960. Changes in a leaf-growth substance in cotyledons and primary leaves during the growth of dwarf bean seedlings. *J. exp. Bot.*, **11**, 217-226.

WHYTE P., LUCKWILL L. C., 1966. A sensitive bioassay for gibberellins based on retardation of leaf senescence in *Rumex obtusifolius* (L.). *Nature*, **210**, p. 1360.

WITTWER S. H., BUKOVAC M. J., 1957. Gibberellin and higher plants. III. Induction of flowering in long-day annuals grown under short days. *Quart. Bull. Mich. agric. exp. stn.*, **39**, 661-672.

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (2), 181-182.

INFORMATION

4e RÉUNION SUR LA SÉLECTION DE L'ASPERGE

RÉUNION EUCARPIA, SECTION HORTICOLE, tenue au C. N. R. A., Versailles, France, du 13 au 15 juin 1973

La station de Génétique et d'Amélioration des Plantes de Versailles (I. N. R. A.) vient de publier le compte rendu de cette réunion qui a groupé 50 participants de 10 pays autour des thèmes suivants :

— sélection de l'Asperge (aspects agronomiques, génétiques, culturaux et phytopathologiques) dans divers pays (10 communications) ;
— études morphologiques et physiologiques de la griffe (3 communications) ;
— déterminisme du sexe (1 communication) ;
— multiplication végétative *in vitro* (4 communications) ;
— androgenèse *in vitro* (2 communications).

Ce fascicule de 197 pages dont 17 planches, présente les exposés dans leur langue originale (10 en anglais, 10 en français), ainsi que les discussions qui ont suivi.

Il constitue une bonne mise au point des travaux actuels sur l'Asperge dans le monde.

Cette publication (qui ne peut faire l'objet d'échange) est en vente au prix de : 50 F., T. T. C. auprès de :

Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Route de St-Cyr, 78000 Versailles (France)

Règlement par C. C. P. ou chèque bancaire à : Mr. le Régisseur du C. N. R. A., C. C. P. Paris 9133-74.

4th MEETING ON ASPARAGUS BREEDING

EUCARPIA MEETING, HORTICULTURAL SECTION
held at C. N. R. A., Versailles, France,
from 13 to 15 June 1973

The « Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes de Versailles » of I. N. R. A. has just published the proceedings of this meeting, in which 50 participants from 10 countries worked on the following subjects :

— Asparagus breeding (agronomical, genetical, cultural and phytopathological points of view) in several countries (10 communications) ;
— morphological and physiological studies in crown (3 communications) ;
— sex determination (1 communication) ;
— *in vitro* vegetative propagation (4 communications) ;
— *in vitro* androgenesis (2 communications).

The communications of this publication (197 pages, 17 plates) are presented in their original language (10 ones in English, 10 ones in French) with the following discussions.

They give a good idea of Asparagus research in the world at this time.

These proceedings (for sale only) may be purchased for : 50 Frs at :

Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Route de St-Cyr, 78000 Versailles (France)

Payment received by : Mr. le Régisseur du C. N. R. A., C. C. P. Paris 9133-74.

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (2).

CONTENTS

P. Dommergues, J. Gillot. — Genetically homogeneous clones in all their ontogenetic layers obtained from an american pink chimera 83

M. Derieux, Rozenn Kerrest, Y. Montalant. — Study of genetic variability of leaf area and photosynthetic activity in some corn hybrids 95

M. Derieux, Rozenn Kerrest, Y. Montalant. — Influence of the opaque 2 gene on the photosynthetic activity of a maize hybrid 109

J. F. Drilleau, L. Decourtye. — Selection of Scab resistant apple varieties for cider and juice production 115

F. Kaan. — Inheritance of Eggplant (*Solanum melongena* L.). Resistance to Fruit Anthracnose (*Colletotrichum gloeosporioides* f. sp. *melongenae* PENZIG FOURNET) 127

Françoise Dosba, Yvonne Cauderon. — Statistical analysis of the karyotype of *Ae. ventricosa* 133

G. Salesses. — Cytological studies in Prunus. II. — Interspecific hybrids involving *P. cerasifera, P. spinosa, P. domestica* et *P. insititia* 145

Review.

M. Duron, C. Brian. — Gibberellins. 163

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire;* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :
a) *résumé* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion* et *conclusion* ; f) *titre et résumé* en anglais ou destiné à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborations, les fonds, les dons... ; h) *références bibliographiques*.

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet*. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.), l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume, la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit *à l'état définitif* soit *à l'état de projets*, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des Annales est : 12,5 × 19 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité des tableaux et figures.

Envoi du manuscrit: M. le Chef du Département d'Amélioration des Plantes, Centre national de Recherches agronomiques, 78000 Versailles France. On demande deux exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

Le Directeur-Gérant : M. L. Cagnac

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 3-1974.

Dépôt légal: 1er trimestre 1974. N° d'impression: 2146.

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE
I. N. R. A.
Centre de Recherhces de RENNES
STATION D'AMÉLIORATION DES PLANTE
B.P. 29 - 35650 LE RHEU
Tél. : (99) 00-?1-92

annales de l'amélioration des plantes

Trimestriel

1973

Vol. 23 . N° 3

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (3), 183-208.

SÉLECTION POUR PLUSIEURS CARACTÈRES. SYNTHÈSE CRITIQUE ET GÉNÉRALISATION

A. GALLAIS

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, I. N. R. A., 86600 Lusignan

RÉSUMÉ

Une expression très générale du progrès par la sélection individuelle sur un seul caractère est établie ; elle est valable quels que soient les modalités d'appréciation de la valeur génétique des individus et le système de reproduction pour le passage d'une génération à l'autre. Le concept classique d'héritabilité est remplacé par celui d'héritabilité généralisée.

L'efficacité de différentes méthodes de choix des individus pour plusieurs caractères peut alors être étudiée indépendamment de la méthode d'amélioration. Trois méthodes sont considérées : la sélection tandem ou caractère par caractère, la sélection par index, et la sélection par niveaux indépendants. Le concept d'héritabilité généralisée permet d'étendre les résultats de HAZEL et LUSH (1942), YOUNG (1961), ROUVIER (1969) à toute méthode d'amélioration.

La sélection par index n'est jamais inférieure à la sélection par niveaux indépendants qui elle-même n'est jamais inférieure à la sélection tandem. Le degré de supériorité d'une méthode par rapport à une autre dépend du nombre de caractères, de leur importance relative, et de l'intensité de sélection.

INTRODUCTION

En amélioration des plantes, la valeur d'utilisation d'une plante, d'une variété, d'un génotype au sens large, est pratiquement toujours dépendante de plusieurs caractères d'importance agronomique ou économique différente et plus ou moins liés entre eux. Ils devraient donc être considérés, simultanément ou non, pour le choix des unités génétiques (individus, familles) dans un programme d'amélioration.

A priori, il existe plusieurs façons de choisir les individus, mais il faut retenir celles qui permettent le progrès génétique maximal par unité de temps. Trois méthodes ont déjà été étudiées par HAZEL et LUSH (1942), YOUNG (1961) et FINNEY (1962) dans le cas de sélection individuelle sur le phénotype, avec fécondation croisée, c'est-à-dire dans le cas de sélection massale :

— sélection pour chaque caractère successivement dans le temps ou sélection tandem (car l'un derrière l'autre pour deux caractères) ; pour un cycle donné la sélection ne porte que sur un caractère ;

— sélection par index sur plusieurs caractères : pour chaque unité génétique candidate à la sélection une valeur génétique globale est définie comme une somme pondérée des valeurs génétiques des caractères considérés ;

— sélection par niveaux indépendants pour chaque caractère : comme dans la sélection par index, tous les caractères sont sélectionnés dans un même cycle, mais les unités génétiques retenues doivent avoir pour chacun des caractères considérés des valeurs supérieures à des seuils fixés.

Une autre méthode est cependant possible à concevoir : c'est la sélection en « parallèle » de différents caractères, à partir du même matériel de départ, et leur recombinaison ensuite. La première étape est alors équivalente à une sélection sur un seul caractère mais la deuxième étape devra considérer simultanément plusieurs caractères. Cette méthode ne sera pas envisagée ici de façon quantitative.

Dans la sélection pour un caractère complexe, comme le rendement, il est possible de concevoir intuitivement que, en plus du caractère lui-même, la considération de ses composantes puisse permettre une meilleure appréciation de la valeur génétique des unités sélectionnées (SMITH, 1936). La réalisation de plusieurs mesures sur un individu pour des caractères liés entre eux, permet en effet de contrôler une partie de l'effet du milieu.

Dans tous les cas où plusieurs caractères seront considérés simultanément, il se posera le problème de leur pondération, et le problème de l'intensité de sélection pour avoir le progrès sur la valeur d'utilisation le plus grand possible. *A priori*, il est possible de définir des coefficients de pondération agronomique ou économique. Soient $a_1, a_2 \cdots a_t$ ces coefficients ; ils n'ont besoin d'être connus qu'en valeur relative. La valeur d'utilisation des unités génétiques retenues peut se mesurer par le progrès génétique réalisé $\Delta \mathcal{M}(G)$ qui lui-même sera une pondération des progrès sur chaque caractère $\Delta \mathcal{M}({}_qG)$:

$$\Delta \mathcal{M}(G) = a_1 \Delta \mathcal{M}({}_1G) + a_2 \Delta \mathcal{M}({}_2G) \cdots + a_t \Delta \mathcal{M}({}_tG) = \sum_{q=1}^{t} a_q \Delta \mathcal{M}({}_qG)$$

$\mathcal{M}$ représente le système de reproduction pour produire la génération suivante. Les coefficients a_q étant connus, pour pouvoir comparer l'efficacité de différentes méthodes de sélection pour plusieurs caractères, il reste à estimer la valeur génétique attendue $\mathcal{M}({}_qG)$ de chaque caractère. Cette estimation peut être réalisée à partir de la valeur phénotypique des unités sélectionnées. Les coefficients de pondération b_q des valeurs phénotypiques ${}_qP$, seront ainsi déterminés pour chaque méthode.

Lorsque les caractères sont considérés simultanément, ce problème a déjà été résolu dans le cas de valeurs génétiques additives et en ne considérant que la panmixie comme système de reproduction (LUSH et HAZEL (1942), BOYER (1959), YOUNG (1961), FINNEY (1962), HENDERSON (1963), ROUVIER (1969 *a* et *b*)). Une présentation plus générale peut en être faite ; elle sera indépendante des unités sélectionnées (individus, familles) de leur consanguinité, du critère de sélection (valeur phénotypique de l'unité, valeur de sa descendance en panmixie ou en autofécondation...), et du système de reproduction $\mathcal{M}$ utilisé pour produire la génération suivante. Nous montrerons qu'avec cette généralisation, les résultats de LUSH et HAZEL (1942),

YOUNG (1961) sur la comparaison de l'efficacité de différentes méthodes de sélection sont encore valables. Nous rappellerons alors les conclusions essentielles de ces études. Pour éviter des confusions de langage, le mot « sélection », dans cet article, est pris dans son sens restreint de choix. La combinaison d'une méthode de choix et d'un système de reproduction particulier $\mathcal{M}$ pour produire la génération suivante définit un cycle d'une méthode d'amélioration.

Hypothèses de l'étude

Dans le cas de la sélection pour un seul caractère, la distribution des P_i, valeurs phénotypiques du critère de sélection et des $\mathcal{M}(G_i)$, valeurs génotypiques attendues après la reproduction par le système de l'unité génétique i, doit être selon un système bivariate normal. Cette hypothèse entraîne la linéarité entre P_i et $\mathcal{M}(G_i)$. Cette linéarité peut être supposée *a priori*, ce qui apparaît moins fort que l'hypothèse de distribution normale conjointe. Cela revient à dire que le meilleur prédicteur linéaire de premier degré de $E\ (\mathcal{M}(G_i))/P_i$ sera l'équation de régression de $\mathcal{M}(G_i)$ avec P_i. Cette attitude s'étend à la sélection simultanée sur plusieurs caractères, c'est-à-dire que dans ce cas une liaison linéaire sera supposée entre les variables phénotypiques et aussi entre variables phénotypiques et génotypiques.

L'hypothèse de normalité peut être vérifiée au départ, mais dès qu'un cycle de sélection aura eu lieu, il est fort probable qu'elle ne le sera plus. Pour qu'elle le soit, il faudrait supposer une intensité de sélection faible et surtout une héritabilité faible. GRIFFING (1960) a toutefois précisé des situations génétiques où l'hypothèse de normalité peut se conserver au cours des cycles de sélection : c'est le cas où un caractère quantitatif serait contrôlé par un grand nombre d'unités génétiques (ensemble de gènes) indépendantes les unes des autres et d'effet faible (négligeable) par rapport à la variation totale. Mais, dans cette étude, nous nous limiterons au premier cycle de sélection ; nous n'envisagerons pas l'enchaînement des différents cycles.

Les variances et covariances génétiques et phénotypiques des populations sélectionnées seront supposées connues exactement. En pratique, ce ne sera pas le cas ; elles seront remplacées par leurs estimations sur un échantillon de la population. Celui-ci sera supposé assez large pour conduire à des estimations précises évitant ainsi des biais dans les expressions du progrès génétique. Ce problème a été discuté par WILLIAMS (1962).

En dehors d'une distribution normale de tous les effets génétiques, aucune hypothèse sur leur nature ne sera faite : il peut y avoir additivité dominance, épistasie. Les unités génotypiques sélectionnées pourront être consanguines ou non, apparentées ou non. Mais les conséquences de ces différentes situations ne seront pas envisagées dans notre étude.

I. — PROGRÈS PAR LA SÉLECTION SUR UN SEUL CARACTÈRE ET NOTION D'HÉRITABILITÉ GÉNÉRALISÉE

A. — EXPRESSION GÉNÉRALE DU PROGRÈS SUR UN CARACTÈRE

Soit P_i la valeur phénotypique de l'unité génotypique $\underline{i}$ selon un critère de sélection donné et $\mathcal{M}(G_i)$ la valeur attendue de la descendance de l'unité $\underline{i}$ avec un système

de reproduction $\mathcal{M}$. D'après les hypothèses, il est possible de prévoir $\mathcal{M}(G_i)$ en fonction de P_i :

$$E\{\mathcal{M}(G_i)\}/P_i = \widehat{\mathcal{M}(G_i)} = E\{\mathcal{M}(G_i)\} + \frac{\text{cov } P_i\,\mathcal{M}(G_i)}{\text{var } P_i}\{P_i - E(P_i)\} \qquad (1)$$

$E\{\mathcal{M}(G_i)\}$ représente la moyenne de la population obtenue sans sélection avec le système de reproduction $\mathcal{M}$.

Le coefficient de régression de $\mathcal{M}(G_i)$ en fonction de P_i représente ce que nous appellerons *l'héritabilité généralisée* et nous la symboliserons par H. Ce paramètre caractérise, pour un caractère quantitatif donné, l'aptitude des parents à transmettre leurs qualités à leurs enfants, selon un système de reproduction déterminé. Défini comme un coefficient de régression, il peut être positif ou négatif, selon le critère de sélection, le système de reproduction $\mathcal{M}$, les conditions de test des parents et des enfants. Il faut remarquer que l'opérateur $\mathcal{M}$ a un sens très général, il représente un changement de milieu génétique s'il y a reproduction, mais il peut aussi simplement représenter un changement de milieu physique, ou les deux à la fois. Dans ce dernier cas, $\mathcal{M}(G_i)$ représente la valeur génétique attendue dans un milieu particulier, différent de celui des parents. Les travaux de GRIFFING (1967, 1968) permettraient d'aborder ce problème d'une façon très générale. Pour simplifier, dans ce qui suit, nous supposerons toutefois les parents et les enfants étudiés dans un même macromilieu. Les effets du milieu sur les génotypes se réduisent à des variations aléatoires qui seront supposées indépendantes entre elles, indépendantes des génotypes et distribuées normalement. La présence d'interactions génotype × milieu, ne ferait que diminuer l'héritabilité généralisée.

L'équation (1) permet d'écrire la moyenne de la population après un cycle de sélection : c'est la moyenne des descendances selon $\mathcal{M}$, de toutes les unités sélectionnées. Soit μ_1^* cette moyenne :

$$\mu_1^* = \mu_1 + HS \qquad (2)$$

avec

$$\mu_1 = E\{\mathcal{M}(G)\}$$

S représente la sélection différentielle, c'est-à-dire la différence entre la moyenne des valeurs phénotypiques des unités sélectionnées et la moyenne de la population $(\overline{P})$, selon le critère de sélection utilisé.

Il est encore possible d'écrire :

$$\mu_1^* = \mu_1 + iH\sigma_P \qquad (2')$$

$i = \frac{S}{\sigma_P}$ représentant l'intensité de la sélection en unités standard et σ_P la variance phénotypique des unités sélectionnées.

Le progrès génétique s'écrira alors :

$$\mu_1^* - \mu_0 = \mu_1 - \mu_0 + iH\sigma_P$$

Dans le cas de diploïdie, avec équilibre de linkage, et si le système de reproduction $\mathcal{M}$ est la panmixie, que les unités sélectionnées soient consanguines ou non, $\mu_1 = \mu_0$.

Valeurs de H dans quelques schémas de sélection chez les diploïdes :
($\mathcal{M}$ = panmixie)

1. *Sélection massale sur un seul sexe :*

$$H = \frac{\text{cov PO}}{\text{var P}} \quad \text{(cov PO = covariance parent-enfant)}$$

soit en l'absence d'épistasie et de consanguinité des parents et avec équilibre panmictique :

$$H = \frac{1/2\ \sigma^2_A}{\sigma^2_P} = 1/2\ h^2 \qquad (\sigma^2_A = \text{variance génétique d'additivité})$$

ce qui donne un résultat classique. Si la sélection porte sur les 2 sexes (cas des plantes hermaphrodites), le progrès réalisé sera multiplié par deux.

2. *Sélection sur l'aptitude générale à la combinaison* (un seul sexe) :

$$H = \frac{\text{cov HS}}{\text{var P}_{hs}}$$

cov HS = covariance entre demi-frères
= $1/4\ \sigma^2_A$, en l'absence d'épistasie et avec équilibre panmictique

var P_{hs} représente la variance d'une moyenne de familles de demi-frères. Là encore, dans le cas de plantes hermaphrodites, le progrès génétique sera multiplié par deux.

3. *Sélection sur la valeur en autofécondation :*

$$H = \frac{\text{cov P}\mathcal{M}\text{(G)}}{\text{var P}} \qquad \text{(pour la contribution maternelle ou paternelle)}$$

var P représente alors la variance de la moyenne des familles issues d'autofécondation. Si la population de départ est en équilibre, nous pouvons écrire en l'absence d'épistasie :

$$\text{cov P}\,\mathcal{M}\text{(G)} = E(\alpha_i^2) + 1/4\ E(\alpha_i\beta_{ii})$$

avec

$$E(\alpha^2) = 1/2\ \sigma^2_A$$

et $E(\alpha_i\beta_{ii})$ représentant la covariance entre les effets d'additivité et les effets de dominance entre gènes identiques (GILLOIS, 1964 ; PEDERSON, 1969).

Chez les tétraploïdes (GALLAIS, 1974) nous avons aussi donné quelques valeurs de H pour des méthodes de sélection particulières.

B. — CAS OU LA VALEUR D'UTILISATION EST DÉTERMINÉE PAR PLUSIEURS CARACTÈRES

Dans ce cas la sélection pour un caractère entraîne une réponse corrélative des caractères qui lui sont liés. Si ces caractères ont une valeur économique, le progrès en valeur économique (ou agronomique) aura donc deux sources :

— la réponse à la sélection directe du caractère sélectionné ;
— la réponse corrélative des caractères non sélectionnés.

S'il existe une liaison linéaire (statistiquement) entre les deux caractères, la réponse corrélative d'un caractère 2 à la sélection d'un caractère 1 a pour expression :

$$_{2/1}\mu_1^* = {}_2\mu_1 + \frac{\text{cov } _1\text{P } \mathcal{M}(_2\text{G})}{\text{var } _1\text{P}} \text{S}_1$$

S'il y a t caractères, en sélectionnant sur le caractère q, le progrès sur l'index de valeur économique I en un cycle de sélection sera donc :

$$_{\text{I}}\mu_1^* = {}_{\text{I}}\mu_1 + \left[a_q \frac{\text{cov } _q\text{P } \mathcal{M}(_q\text{G})}{\text{var } _q\text{P}} + \sum_{r \neq q} a_r \frac{\text{cov } _q\text{P } \mathcal{M}(_r\text{G})}{\text{var } _q\text{P}}\right] \text{S}_q \quad (3)$$

Dans le cas simple de deux caractères :

$$_{\text{I}}\mu_1^* = {}_{\text{I}}\mu_1 + \left[a_1 \frac{\text{cov } _1\text{P } \mathcal{M}(_1\text{G})}{\text{var } _1\text{P}} + a_2 \frac{\text{cov } _1\text{P } \mathcal{M}(_2\text{G})}{\text{var } _1\text{P}}\right] \text{S}_1$$

$$_{\text{I}}\mu_1 = a_1 \, _1\mu_1 + a_2 \, _2\mu_1$$

Il est facile de concevoir que lorsque deux caractères importants sont en liaison négative, le progrès de sélection sur un caractère ne se traduit pas forcément par une amélioration de la valeur économique. C'est l'inconvénient de la sélection caractère par caractère. Seule la considération simultanée des deux caractères permet d'éviter cet inconvénient. Cela se trouve réalisé dans la sélection par index ou par niveaux indépendants. Dans le cas où les caractères sont en liaison positive, la réponse corrélative va dans le sens désiré (à condition que l'échelle d'appréciation soit telle que les fortes valeurs correspondent aux valeurs désirées).

Enfin la sélection tandem présente un autre inconvénient difficile à étudier, mais évident : la réponse corrélative d'un caractère à la sélection d'un autre affecte non seulement sa moyenne mais aussi sa variance qui diminue d'autant plus fortement que la liaison phénotypique et génotypique entre les deux caractères et l'héritabilité sont fortes. Il en résulte que lorsque le sélectionneur voudra faire porter la sélection sur de tels caractères, la réponse observée sera inférieure à celle attendue et cette perte de gain n'est probablement pas compensée par la réponse corrélative observée par sélection sur le premier caractère, dans la mesure où celle-ci était favorable (liaison positive). Dans le cas d'une liaison négative, toute sélection sur un caractère tend à annuler le progrès sur l'autre caractère.

Le problème dans la sélection tandem est de trouver le « chemin » qui conduit au progrès économique le plus rapide. Il est évident qu'il faudra commencer par sélectionner le caractère ayant la plus grande valeur économique. Mais le 2e caractère à sélectionner sera difficile à déterminer ; ce ne sera pas forcément le second en valeur économique : ce sera le caractère qui fera progresser le plus l'index de la valeur économique. Ce n'est que dans le cas de caractères indépendants que l'ordre de sélection sera l'ordre de valeur économique. Mais même dans ce cas le plus simple, il faudrait déterminer la durée de sélection sur chaque caractère et préciser les phases de sélection sur chaque caractère et la façon de les combiner. Pour cette application idéale, il faudrait à tout instant connaître la variabilité génotypique de chaque caractère

et la liaison entre les caractères. Il faudrait donc étudier les caractères à chaque génération : il semble alors plus efficace (génétiquement et économiquement) de sélectionner simultanément pour plusieurs caractères.

II. — PROGRÈS PAR LA SÉLECTION SUR INDEX

L'index est défini comme une combinaison linéaire I des valeurs phénotypiques ${}_qP$ des différents caractères sélectionnés, de telle sorte que, pour des coefficients de pondération agronomique (ou économique) donnés, le progrès génétique soit maximal :

$$I = b_1\, {}_1P + b_2\, {}_2P + \cdots + b_t\, {}_tP = \sum_{q=1}^{t} b_q\, {}_qP$$

Supposons cette combinaison linéaire déterminée, alors chaque unité génétique est sélectionnée selon la valeur de cette combinaison quelles que soient les valeurs de certains caractères entrant dans l'index.

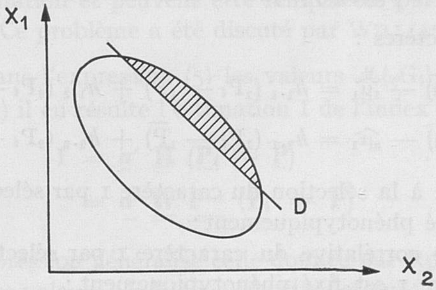


FIG. 1. — *Illustration d'un cas de sélection par index linéaire pour 2 caractères X_1 et X_2*
Si l'index est $I = b_1 X_1 + b_2 X_2$ la droite D a pour pente — b_2/b_1. La zone hachurée représente la fraction des individus sélectionnés, c'est-à-dire où I est supérieur à un seuil fixé.

La figure 1 représente la fraction des individus qui sera sélectionnée, dans le cas de 2 caractères. D'après les résultats de la sélection sur un caractère (équation 2), la valeur de la population mesurée par I, après un cycle de sélection sera :

$${}_I\mu_1^* = {}_I\mu_1 + H_I S_I = {}_I\mu_1 + i_I H_I \sigma_I$$

Le problème est alors de déterminer les coefficients b_q. Si la valeur génétique $\mathcal{M}_q(G)$ des descendants était connue pour chaque caractère, la valeur d'une unité $\underline{i}$ s'écrirait :

$$T_i = \sum_{q=1}^{t} a_q \left[\mathcal{M}({}_qG_i) - {}_q\mu_1\right] = \underline{a}' \left[\underline{\mathcal{M}(\mathbf{G}_i)} - \underline{\mu_1}\right] \tag{5}$$

$\underline{a}'$: vecteur ligne, transposé du vecteur colonne des coefficients de pondération économique a_q (à t éléments) ;

$\underline{\mathcal{M}(\mathbf{G}_i)}$: vecteur colonne de la valeur attendue des caractères de l'unité i après reproduction selon le système $\mathcal{M}$;

$\underline{\mu}_1$: vecteur colonne de la moyenne des unités, pour chaque caractère, après une génération de reproduction selon le système $\mathcal{M}$.

Pour avoir le progrès génétique maximum, c'est sur cette base qu'il faudrait sélectionner les unités génétiques. Mais les valeurs $\mathcal{M}({}_qG)$ sont inconnues. Elles seront donc remplacées par leurs meilleures estimations possibles $\widehat{\mathcal{M}({}_qG)}$, compte tenu de l'information disponible. Or le sélectionneur ne dispose que des valeurs phénotypiques ${}_qP_i$ des unités candidates à la sélection. Soit ${}_q\overline{P}$ la moyenne de ces unités. Nous écrirons donc d'après la théorie de la régression multiple :

$$\widehat{\mathcal{M}({}_qG_i)} - {}_q\widehat{\mu}_1 = \sum_{r=1}^{t} h_{q.r}\ ({}_rP_i - {}_r\overline{P}) \qquad (6)$$

puisque tout caractère r lié phénotypiquement ou génotypiquement à un caractère q apporte une information sur l'appréciation génétique de ce dernier. Les coefficients de régression $h_{q.r}$ sont *les coefficients de régression partielle* de la valeur attendue de la descendance selon $\mathcal{M}$ de l'unité i pour le q^{ieme} caractère, $\mathcal{M}({}_qG_i)$, en fonction des valeurs phénotypiques $({}_rP_i - {}_r\overline{P})$ de chacun des t caractères. Ces coefficients sont des *héritabilités généralisées partielles* qui déterminent le progrès génétique d'un caractère par la sélection phénotypique de tous les caractères.

Ainsi pour 2 caractères :

$$\widehat{\mathcal{M}({}_1G_i)} - {}_1\widehat{\mu}_1 = h_{1.1}\ ({}_1P_i - {}_1\overline{P}) + h_{1.2}\ ({}_2P_i - {}_2\overline{P})$$
$$\widehat{\mathcal{M}({}_2G_i)} - {}_2\widehat{\mu}_1 = h_{2.1}\ ({}_1P_i - {}_1\overline{P}) + h_{2.2}\ ({}_2P_i - {}_2\overline{P})$$

$h_{1.1}$ mesure la réponse à la sélection du caractère 1 par sélection directe lorsque le caractère 2 est fixé phénotypiquement ;

$h_{1.2}$ mesure la réponse corrélative du caractère 1 par sélection sur le caractère 2, lorsque le caractère 1 est fixé phénotypiquement ;

$h_{2.2}$ et $h_{2.1}$ ont une définition analogue, mais c'est la réponse à la sélection du caractère 2 qui est considérée.

$$h_{1.1} = \frac{\text{cov}\ {}_1P\ \mathcal{M}({}_1G)\ \text{var}\ {}_2P - \text{cov}\ {}_1P\ {}_2P\ \text{cov}\ {}_2P\ \mathcal{M}({}_1G)}{\text{var}\ {}_1P\ \text{var}\ {}_2P - (\text{cov}\ {}_1P\ {}_2P)^2}$$

$$h_{1.2} = \frac{\text{cov}\ {}_2P\ \mathcal{M}({}_1G)\ \text{var}\ {}_1P - \text{cov}\ {}_1P\ {}_2P\ \text{cov}\ {}_1P\ \mathcal{M}({}_1G)}{\text{var}\ {}_1P\ \text{var}\ {}_2P - (\text{cov}\ {}_1P\ {}_2P)^2}$$

$$h_{2.1} = \frac{\text{cov}\ {}_1P\ \mathcal{M}({}_2G)\ \text{var}\ {}_2P - \text{cov}\ {}_1P\ {}_2P\ \text{cov}\ {}_2P\ \mathcal{M}({}_2G)}{\text{var}\ {}_1P\ \text{var}\ {}_2P - (\text{cov}\ {}_1P\ {}_2P)^2}$$

$$h_{2.2} = \frac{\text{cov}\ {}_2P\ \mathcal{M}({}_2G)\ \text{var}\ {}_1P - \text{cov}\ {}_1P\ {}_2P\ \text{cov}\ {}_1P\ \mathcal{M}({}_2G)}{\text{var}\ {}_1P\ \text{var}\ {}_2P - (\text{cov}\ {}_1P\ {}_2P)^2}$$

Lorsque les caractères sont indépendants, il est immédiat que $h_{1.1} = H_1$ et $h_{2.2} = H_2$, ce qui met bien en évidence la signification génétique des coefficients de régression partielle $h_{q.r}$. Aussi sous forme matricielle nous écrivons sous une forme plus générale l'expression (6) :

$$\underline{\widehat{\mathcal{M}(G_i)}} - \underline{\widehat{\mu}_1} = \underline{\underline{H}}\ (\underline{P}_i - \underline{\overline{P}}) \qquad (7)$$

$\underline{\mathbf{P}_i}$ est le vecteur colonne de la valeur phénotypique d'une unité $\underline{i}$ pour les t caractères,

$\underline{\overline{\mathbf{P}}}$ est le vecteur colonne de la moyenne des valeurs phénotypiques de toutes les unités candidates à la sélection,

$\underline{\underline{\mathbf{H}}}$ est alors la matrice des héritabilités généralisées partielles, nous l'appellerons *matrice « héritabilité généralisée »*. Cette matrice d'héritabilité s'écrit d'après la théorie de la régression multiple multivariate :

$$\underline{\underline{\mathbf{H}}} = \underline{\underline{\mathbf{W}}}\ \underline{\underline{\mathbf{P}^{-1}}}$$

ou $\underline{\underline{\mathbf{W}}}$ est la matrice des covariances génétiques entre apparentés pour un même caractère et des caractères différents ; $\underline{\underline{\mathbf{P}}}$ la matrice des variances, covariances phénotypiques entre caractères. Ainsi $\underline{\underline{\mathbf{W}}}$ est formée de toutes les covariances :

cov ${}_q\mathrm{P}\ \mathcal{M}({}_q\mathrm{G})$ sur la diagonale,

cov ${}_q\mathrm{P}\ \mathcal{M}({}_r\mathrm{G})$ sur la ligne $\underline{r}$ ($q \neq r$, variant de 1 à t).

$\underline{\underline{\mathbf{W}}}$ comme $\underline{\underline{\mathbf{H}}}$ n'est pas une matrice symétrique.

$\underline{\underline{\mathbf{P}}}$ est formée de variances var ${}_q\mathrm{P}$ sur la diagonale et des covariances : cov ${}_q\mathrm{P}\ {}_r\mathrm{P}$ sur la ligne r ou la colonne q. $\underline{\underline{\mathbf{P}}}$ est symétrique. Ces variances et covariances sont des paramètres de la population et peuvent être remplacées par leurs estimations avec les hypothèses faites. Ce problème a été discuté par WILLIAMS (1962).

En remplaçant dans l'expression (5) les valeurs $\mathcal{M}({}_q\mathrm{G}_i)$, par leurs estimations $\widehat{\mathcal{M}({}_q\mathrm{G}_i)}$ données par (7) il en résulte l'estimation I de l'index :

$$\mathrm{I} = \underline{a'}\ \underline{\underline{\mathbf{H}}}\ (\underline{\mathbf{P}_i} - \underline{\overline{\mathbf{P}}}) \qquad (8)$$

$$= \underline{a'}\ \underline{\underline{\mathbf{W}}}\ \underline{\underline{\mathbf{P}^{-1}}}\ (\underline{\mathbf{P}_i} - \underline{\overline{\mathbf{P}}})$$

Cette dernière expression généralise celle donnée par ROUVIER (1969 *a*) dans le cas de sélection pour des valeurs génétiques additives et avec un système de reproduction panmictique. L'expression (8) est valable quels que soient le critère de sélection, la nature des unités génétiques sélectionnées, les effets génétiques et le système de reproduction $\mathcal{M}$. Il en résulte :

$$\underline{b} = \underline{a'}\ \underline{\underline{\mathbf{H}}} = \underline{a'}\ \underline{\underline{\mathbf{W}}}\ \underline{\underline{\mathbf{P}^{-1}}}$$

Dans le cas de deux caractères, l'index aura pour expression :

$$\mathrm{I}_i = (a_1h_{1\cdot1} + a_2h_{2\cdot1})\ ({}_1\mathrm{P}_i - {}_1\overline{\mathrm{P}}) + (a_1h_{1\cdot2} + a_2h_{2\cdot2})\ ({}_2\mathrm{P}_i - {}_2\overline{\mathrm{P}})$$

c'est-à-dire que

$$b_1 = a_1h_{1\cdot1} + a_2h_{2\cdot1}$$

$$b_2 = a_1h_{1\cdot2} + a_2h_{2\cdot2}$$

D'une façon plus directe, le raisonnement utilisé revient à définir I comme la régression de la valeur attendue de la descendance des unités génétiques pour le système de reproduction considéré, $\mathcal{M}({}_1\mathrm{G}_i)$, en fonction des valeurs phénotypiques des différents caractères selon le critère de sélection considéré : (ROUVIER, 1969 *a*).

$$\mathrm{I}_i = \mathrm{E}\ (\mathrm{T}_i/\mathrm{P}_i) = \underline{a'}\ [\ \underline{\widehat{\mathcal{M}(\mathrm{G}_i)}} - \underline{\widehat{\mu_1}}]$$

Il en résulte :

$$ {}_{\mathrm{I}}\mathrm{P}_i - {}_{\mathrm{I}}\overline{\mathrm{P}} = \widehat{\mathcal{M}({}_{\mathrm{I}}\mathrm{G}_i)} - {}_{\mathrm{I}}\widehat{\mu_1} = \mathrm{I}_i $$

c'est-à-dire que l'index est déterminé de telle sorte que la valeur des unités (i) selon l'index est égale à la valeur de leur descendance selon cet index ;

et :

$$ \mathrm{cov}\ {}_{\mathrm{I}}\mathrm{P}_i,\ \mathcal{M}({}_{\mathrm{I}}\mathrm{G}) = \mathrm{var}\ {}_{\mathrm{I}}\mathrm{P} = \sigma_{\mathrm{I}}^2 $$

$$ {}_{\mathrm{I}}\mu_1^* = {}_{\mathrm{I}}\mu_1 + i_{\mathrm{I}}\ \sigma_{\mathrm{I}} $$

Le progrès génétique a alors pour expression :

$$ {}_{\mathrm{I}}\mu_1^* - {}_{\mathrm{I}}\mu_0 = ({}_{\mathrm{I}}\mu_1 - {}_{\mathrm{I}}\mu_0) + i_{\mathrm{I}}\ \sigma_{\mathrm{I}} \tag{9} $$

Dans le cas de diploïdie avec équilibre de linkage et si le système de reproduction $\mathcal{M}$ est la panmixie, que les unités sélectionnées soient consanguines ou non :

$$ {}_{\mathrm{I}}\mu_1^* - {}_{\mathrm{I}}\mu_0 = i_{\mathrm{I}}\ \sigma_{\mathrm{I}} $$

Si les caractères sont indépendants, l'expression (8) conduit à pondérer chaque caractère par le produit de sa valeur économique (a_q) et de son héritabilité généralisée H_q, d'où :

$$ \mathrm{I}_i = \sum_{q=1}^{t} a_q\ \mathrm{H}_q({}_q\mathrm{P}_i - {}_q\overline{\mathrm{P}}) $$

et le progrès génétique aura pour expression :

$$ {}_{\mathrm{I}}\mu_1^* - {}_{\mathrm{I}}\mu_0 = ({}_{\mathrm{I}}\mu_1 - {}_{\mathrm{I}}\mu_0) + i\sqrt{\sum_{q=1}^{t} a_q^2\ \mathrm{H}_q^2\ \sigma_{q\mathrm{P}}^2} $$

Si la sélection ne porte que sur un caractère, alors l'expression (8) conduit à l'expression (3) ; la réponse corrélative des autres caractères est alors un cas particulier de l'expression (7) :

$$ \widehat{\mathcal{M}({}_{q/r}\mathrm{G})} - {}_q\widehat{\mu_1} = \frac{\mathrm{cov}\ {}_r\mathrm{P}_i\ \mathcal{M}({}_q\mathrm{G}_i)}{\mathrm{var}\ {}_r\mathrm{P}_i}\ ({}_r\mathrm{P}_i - {}_r\overline{\mathrm{P}}) $$

ce qui conduit aux résultats déjà établis (expression 3).

Expression du progrès génétique sur chaque caractère

Par application des principes de la régression linéaire, d'après les hypothèses faites :

$$ \mathrm{E}(\mathcal{M}_q\mathrm{G}) - {}_q\mu_1 = \frac{\mathrm{cov}\ \mathrm{I}\ \mathcal{M}({}_q\mathrm{G})}{\mathrm{var}\ \mathrm{I}}\ \mathrm{S}_{\mathrm{I}} $$

$$ = i_{\mathrm{I}}\ \frac{\mathrm{cov}\ \mathrm{I}\ \mathcal{M}({}_q\mathrm{G})}{\sigma_{\mathrm{I}}^2}\ \sigma_{\mathrm{I}} $$

$$ = i_{\mathrm{I}}\ h_{q.\mathrm{I}}\ \sigma_{\mathrm{I}} $$

$$ \text{où } h_{q.\mathrm{I}} = \frac{\mathrm{cov}\ \mathrm{I}\ \mathcal{M}({}_q\mathrm{G})}{\mathrm{var}\ \mathrm{I}} $$

représente une quantité équivalente aux héritabilités généralisées partielles introduites : c'est la mesure de la réponse corrélative d'un caractère q lorsque la sélection se fait sur l'index I, avec un système de reproduction $\mathcal{M}$. D'après l'expression de I il résulte :

$$\text{cov I } \mathcal{M}({}_qG) = \sum_{r=1}^{t} b_r \text{ cov } {}_rP\ \mathcal{M}({}_qG)$$

et si les caractères sont indépendants :

$$\text{cov I } \mathcal{M}({}_qG) = b_q \text{ cov } {}_qP\ \mathcal{M}({}_qG)$$

Problème du choix des coefficients de pondération économique

Ces coefficients peuvent être déterminés directement *a priori* ou indirectement, en se fixant un progrès à réaliser pour chaque caractère. ROUVIER (1969 *a* et *c*) a déjà discuté ce problème et MALLARD (1972) a fait une synthèse critique sur les index de sélection avec contraintes. Aussi, nous illustrerons simplement ce problème par deux exemples. Supposons donc que l'on veuille réaliser un progrès Δ_q pour chaque caractère :

$${}_q\mu_1^* - {}_q\mu_0 = {}_q\mu_1 - {}_q\mu_0 + \frac{\text{cov I } \mathcal{M}({}_qG)}{\text{var I}} S_I = \Delta_q$$

d'où :

$$\frac{\text{cov I } \mathcal{M}({}_qG)}{\text{var I}} S_I = \Delta_q - ({}_q\mu_1 - {}_q\mu_0)$$

si l'on veut tenir compte de l'effet du système de reproduction sur la moyenne, ou si l'on ne considère que l'effet de la sélection :

$$\frac{\text{cov I } \mathcal{M}({}_qG)}{\text{var I}} S_I = \Delta_q$$

c'est-à-dire dans les deux cas :

$$\frac{\text{cov I } \mathcal{M}({}_qG)}{\text{var I}} = \frac{C_q}{i_I}$$

C_q est une constante propre au caractère q et i_I est à la volonté du sélectionneur.

ROUVIER (1969 *a*) a proposé une solution pour un tel problème. Pour simplifier, nous prendrons l'exemple de sélection sur 2 caractères indépendants :

$$\text{cov I } \mathcal{M}({}_1G) = a_1 \frac{\text{cov } {}_1P\ \mathcal{M}({}_1G)}{\text{var } {}_1P} \text{ cov } {}_1P\ \mathcal{M}({}_1G) = \frac{C_1}{i_I}$$

$$\text{cov I } \mathcal{M}({}_2G) = a_2 \frac{\text{cov } {}_2P\ \mathcal{M}({}_2G)}{\text{var } {}_2P} \text{ cov } {}_2P\ \mathcal{M}({}_2G) = \frac{C_2}{i_I}$$

Il en résulte l'estimation des coefficients de pondération économique a. Dans le cas général, nous aurons en écriture matricielle :

$$\{ \underline{\textbf{cov I } \mathcal{M}(\textbf{G})} \} = \underline{\underline{\mathbf{H}}}\, \underline{\underline{\mathbf{W}'}}\, \underline{a} = \frac{1}{i_I} \{ \underline{C} \} \qquad (\underline{\underline{\mathbf{W}'}} \text{ transposée de } \underline{\underline{\mathbf{W}}})$$

$$\underline{a} = \frac{1}{i_I} \{ \underline{\underline{\mathbf{H}}}\, \underline{\underline{\mathbf{W}'}} \}^{-1} \{ \underline{C} \} \qquad (\{ \underline{C} \} \text{ vecteur des constantes } C_q)$$

Cette méthode est voisine de celle employée à la Station de sélection avicole du Magneraud. Elle trouve une application particulière lorsqu'il s'agit de sélectionner pour un caractère en maintenant un autre caractère à un niveau constant. C'est un problème assez classique en amélioration des plantes, par exemple sélection pour le rendement à qualité constante, ou pour la qualité à rendement constant.

Ce problème n'a de sens que si les valeurs agronomiques des deux caractères sont en liaison négative, pour éviter une réponse corrélative défavorable d'un caractère (2) par sélection sur le caractère (1) ; il faut alors utiliser un index tel que $\text{cov I } \mathcal{M}({}_2\text{G}) = 0$. On peut alors chercher à déterminer le rapport des coefficients économiques a_1 et a_2 ou le rapport des coefficients de pondération des valeurs phénotypiques b_1 et b_2. Celui-ci est immédiat, puisque, d'après la contrainte imposée :

$$b_1 \text{ cov } {}_1\text{P } \mathcal{M}({}_2\text{G}) + b_2 \text{ cov } {}_2\text{P } \mathcal{M}({}_2\text{G}) = 0$$

soit, comme les coefficients peuvent être définis en valeur relative :

$$b_1 = 1 \text{ et } b_2 = \frac{- \text{cov } {}_1\text{P } \mathcal{M}({}_2\text{G})}{\text{cov } {}_2\text{P } \mathcal{M}({}_2\text{G})}$$

Il n'y aura pas ainsi d'effet de la sélection sur le caractère 2. Si le système de reproduction utilisé ne conduit pas sans sélection à la même moyenne que la population de départ, alors la moyenne du caractère (2) sera affectée par la différence des moyennes.

Rouvier (1969 *c*) a discuté d'autres méthodes de recherche des coefficients de pondération basées sur l'analyse statistique multidimensionnelle ; elles peuvent être envisagées dans des cas particuliers lorsque ces coefficients de pondération correspondent à des considérations zootechniques ou agronomiques.

Elston (1963) a résolu le problème de l'estimation des coefficients de pondération économique par l'introduction d'un index non linéaire (fig. 2) qui a la propriété d'être indépendant des coefficients de pondération économique.

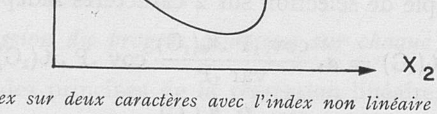


Fig. 2. — *Sélection par index sur deux caractères avec l'index non linéaire proposé par* Elston (1963)

Au lieu d'utiliser une combinaison linéaire du type :

$$\text{I} = \sum_{q=1}^{t} b_q({}_qx - {}_qx_0)$$

il propose une transformation logarithmique :

$$\text{I}' = \sum_{q=1}^{t} \log b_q({}_qx - {}_qx_0) = \sum_{q=1}^{t} \log ({}_qx - {}_qx_0) + \sum_{q=1}^{t} \log b_q$$

La quantité $\sum_{q=1}^{t} \log b_q$ est alors commune à tous les individus. Il suffit alors de sélectionner les individus sur la quantité :

$$\sum_{q=1}^{t} \log ({}_q x - {}_q x_0)$$

ou sur le produit :

$$\prod_{q=1}^{t} ({}_q x - {}_q x_0)$$

L'utilisation pratique de cette méthode est précisée par ELSTON, mais il n'apparaît pas clairement de situations dans lesquelles elle est supérieure à un index linéaire. Son avantage est d'éviter le problème de l'estimation des coefficients de pondération économique, bien que celui-ci soit partiellement remplacé par le problème du centrage de la valeur des caractères.

Les conséquences d'une erreur dans l'estimation d'une valeur économique sont d'autant plus faibles que le nombre de caractères est grand. Mais dans un tel cas la pratique de l'index est lourde ; aussi comme en général dans l'index il n'entrera que peu de caractères, il faudra bien estimer les valeurs économiques.

PEASE *et al.* (1967) ont montré que dans une expérience particulière chez le Porc, avec un index de sélection pour 7 caractères, une erreur allant jusqu'à 50 p. 100 sur la valeur économique de l'un quelconque des caractères réduisait l'efficacité de l'index de moins de 2 p. 100 ; une erreur allant jusqu'à 100 p. 100 réduisait l'efficacité de l'ordre de 4 p. 100. Cela montre l'intérêt théorique de la sélection par index, lorsque le nombre de caractères est grand.

Si un caractère est beaucoup plus important qu'un autre (importance économique pondérée par son héritabilité et son écart-type), la sélection par index ne présentera que peu d'intérêt par rapport à la sélection sur ce seul caractère, à moins que les autres caractères lui soient fortement liés.

Sélection sur un seul caractère utilisant plusieurs caractères

Le fait de mesurer deux caractères liés l'un à l'autre sur un individu apporte plus de précision pour l'appréciation de la valeur génotypique pour un seul de ces caractères.

Au niveau de la sélection par index, cela se traduit par des valeurs particulières des coefficients de pondération économique (a_q). Aussi si l'on mesure deux caractères X_1 et X_2 pour ne faire porter la sélection que sur X_1 il en résulte $a_1 = 1$ et $a_2 = 0$.

La généralisation à $\underline{n}$ caractères est immédiate. Il reste alors à déterminer les coefficients b_i de l'index.

D'après la relation (8), pour deux caractères, il est immédiat que :

$$I_i = h_{1\cdot 1}({}_1P_i - {}_1\overline{P}) + h_{1\cdot 2}({}_2P_i - {}_2\overline{P}) \qquad (11)$$

formule qui montre que dans le progrès sur X_1 il y aura deux parties : l'une venant de la sélection directe sur X_1, l'autre venant de la réponse corrélative de

X_1 à la sélection sur X_2. Si les caractères sont indépendants, il est immédiat que $h_{1.2} = 0$, $h_{1.1} = H_1$. L'utilisation d'un tel caractère n'apporterait rien pour la sélection de X_1 par rapport à la seule sélection sur ce caractère.

Application à la théorie de la sélection combinée individu-famille

Supposons qu'il s'agisse de sélection individuelle sur un seul caractère. Un individu résultant d'un système de reproduction fera en général partie d'une famille (frère-sœur, demi-frère, etc.). Dans tout schéma de sélection individuelle, il est possible d'apprécier la valeur de chaque individu ; alors, pour apprécier la valeur génotypique d'un individu selon un critère de sélection donné, deux informations sont disponibles : sa valeur phénotypique mais aussi la moyenne de la famille. Ainsi il est possible de se ramener à la sélection par index puisque en quelque sorte le sélectionneur dispose alors de deux informations (pour un caractère) qui peuvent être considérées comme deux caractères. Le problème est de déterminer les coefficients de pondération de la valeur de la famille et de la valeur individuelle pour avoir le progrès génétique maximum. Mais dans ce cas les coefficients théoriques a_i peuvent être considérés connus puisque si, P_{ij} représente la valeur génotypique de l'individu j de la famille i, P_{io} la valeur génotypique moyenne de la famille i et $\overline{P}$ la moyenne générale de tous les individus :

$$\underset{\text{valeur individuelle}}{P_{ij} - \overline{P}} = \underset{\text{valeur famille}}{(P_i - \overline{P})} + \underset{\text{valeur individu/famille}}{(P_{ij} - P_{io})}$$

$(P_{io} - \overline{P})$ et $(P_{ij} - P_{io})$ sont les 2 caractères considérés qui ont pour coefficients 1, $(a_1 = 1,\ a_2 = 1)$. La détermination de l'index :

$$I = b_1 (P_{io} - \overline{P}) + b_2 (P_{ij} - P_{io})$$

est alors immédiate d'après ce qui précède. En remarquant que les deux caractères sont nécessairement non corrélés :

$$\text{cov}\, P_{io}\, P_{ij} = 0$$

les coefficients b_1 et b_2 sont alors les simples coefficients de régression de la valeur attendue d'un caractère avec sa valeur phénotypique :

$$\begin{aligned} I &= \frac{\text{cov}\, P_{io}\, \mathcal{M}(G_{ij})}{\text{var}\, P_{io}} (P_{io} - \overline{P}) + \frac{\text{cov}\, (P_{ij} - P_{io})\, \mathcal{M}(G_{ij})}{\text{var}\, (P_{ij} - P_{io})} (P_{ij} - P_{io}) \\ &= H_b (P_{io} - \overline{P}) + H_w (P_{ij} - P_{io}) \qquad (12) \\ &= \frac{H_b}{H_w} (P_{io} - \overline{P}) + (P_{ij} - P_{io}) \end{aligned}$$

H_b = héritabilité généralisée entre familles ;
H_w = héritabilité généralisée intra-famille ;

ou sous forme matricielle :

$$\text{I} = \{ \underline{\underline{\mathbf{H}}}_b, \underline{\underline{\mathbf{H}}}_w \} \{ (\underline{\mathbf{P}_{io}} - \underline{\overline{\mathbf{P}}}), (\underline{\mathbf{P}_{ij}} - \underline{\mathbf{P}_{io}}) \}' \qquad (12)'$$

résultat tout à fait général quel que soit le système de reproduction.

Ce mode de raisonnement peut aussi s'appliquer au cas où la structure familiale (hiérarchique) a plus de deux niveaux.

La généralisation de ce raisonnement au cas de sélection combinée sur plusieurs caractères est possible. ROUVIER (1969 *a*) a résolu ce problème pour le cas de sélection des valeurs génétiques additives. L'expression (12') compte tenu de (8) permet alors d'écrire dans le cas général, quels que soient la méthode d'amélioration et les effets génétiques :

$$\text{I} = \underline{\underline{\mathbf{H}}} \begin{bmatrix} \mathbf{P}_{io} - \overline{\mathbf{P}} \\ \mathbf{P}_{ij} - \mathbf{P}_{io} \end{bmatrix}$$

avec

$$\underline{\underline{\mathbf{H}}} = \underline{\underline{\mathbf{W}}}\, \underline{\underline{\mathbf{P}^{-1}}}$$

et

$$\underline{\underline{\mathbf{W}}} = \underline{\underline{\mathbf{W}}}_b, \underline{\underline{\mathbf{W}}}_w \qquad \underline{\underline{\mathbf{P}^{-1}}} = \begin{bmatrix} \underline{\underline{\mathbf{P}_b^{-1}}} & \text{O} \\ \text{O} & \underline{\underline{\mathbf{P}_{io}^{-1}}} \end{bmatrix}$$

car les deux vecteurs entre familles et intra-familles sont indépendants.

L'efficacité comparée de la sélection individuelle et de la sélection combinée a déjà été discutée dans le cas de sélection pour des valeurs génétiques additives (FALCONER, 1961). L'introduction du concept d'héritabilité généralisée permet d'étendre les résultats de cette comparaison à toute méthode d'amélioration. En effet, si n est l'effectif d'une famille :

$$\text{var}\,(\text{P}_{ij} - \text{P}_{io}) = \frac{n-1}{n}\,(\text{var}\,\text{P}_{ij} - \text{cov}\,\text{P}_{ij}\,\text{P}_{ik})$$

$$= \frac{n-1}{n}\,(1-t)\,\sigma_{\text{P}}^2$$

$$t = \frac{\text{cov}\,\text{P}_{ij}\,\text{P}_{ik}}{\text{var}\,\text{P}_{ij}}$$

coefficient de corrélation phénotypique intra-classe et σ_{P}^2 variance phénotypique individuelle.

De même :

$$\text{var}\,(\text{P}_{io}) = \frac{1}{n}\{1 + (n-1)\,t\}\,\sigma_{\text{P}}^2$$

L'expression (12) devient alors en posant :

$$r = \frac{\text{cov}\,\text{P}_{ij}\,\mathcal{M}(\text{G}_{ik})}{\text{cov}\,\text{P}_{ij}\,\mathcal{M}(\text{G}_{ij})}$$

$$\text{I} = \frac{1 + (n-1)\,r}{1 + (n-1)\,t}\,(\text{P}_{io} - \text{P}) + \frac{1-r}{1-t}\,(\text{P}_{ij} - \text{P}_{io})\;\frac{\text{cov}\,\text{P}_{ij}\,\mathcal{M}(\text{G}_{ij})}{\text{var}\,\text{P}_{ij}}$$

Avec une intensité de sélection combinée comparable à l'intensité de la sélection individuelle, le rapport du progrès de la première méthode à celui de la seconde est donc après simplification :

$$\sqrt{1 + \frac{(r - t)^2}{1 - t} \frac{n - 1}{\{1 + (n - 1)\, t\}}}$$

Pederson (1969) avait déjà remarqué que ce résultat établi par Lush (1947) pour la sélection sur des valeurs additives en panmixie, était aussi valable pour les populations avec autofécondation, quels que soient les effets génétiques. Ici nous venons de préciser qu'il est aussi valable quel que soit le système de reproduction. Ce qui change, c'est la définition de r qui n'est plus un coefficient de corrélation, mais un rapport de deux quantités.

L'efficacité relative de la sélection combinée dépendra donc de r, t et n. Les résultats de la discussion réalisée par Lush (1947) s'appliquent à notre généralisation. Notre but n'étant pas de comparer sélection individuelle, sélection familiale et sélection combinée, nous n'en rappellerons que les principaux points. La sélection combinée est toujours égale ou supérieure à la sélection individuelle et à la sélection familiale. Elle sera supérieure dans les cas où les coefficients r et t seront assez différents l'un de l'autre, en particulier avec r élevé et t faible ; dans ce cas, l'efficacité de la sélection combinée augmentera d'ailleurs avec n taille de la famille ; dans les autres cas, l'effet de n est relativement faible.

III. — LA SÉLECTION PAR NIVEAUX INDÉPENDANTS

L'intensité de sélection est variable pour chaque caractère. La figure 3 représente la fraction des individus qui sera retenue, par sélection indépendante sur 2 caractères.

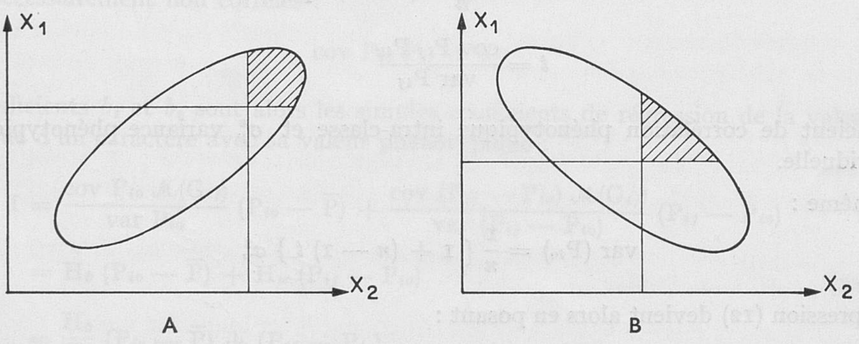


Fig. 3. — *Effet de la sélection par niveaux indépendants*

A : caractères liés positivement

B : caractères liés négativement

(Pour chaque caractère les échelles sont dans le sens de la valeur économique favorable. La zone hachurée représente les individus retenus).

Avec les hypothèses précédentes sur les distributions des caractères (multivariate normale) la relation (7), permet d'écrire l'expression du progrès génétique pour chaque caractère :

$$\widehat{\mathcal{M}({}_1\mathrm{G})} - {}_1\widehat{\mu_1} = h_{1\cdot 1}\,\mathrm{S}_1 + h_{1\cdot 2}\,\mathrm{S}_2 \qquad (13)$$

$$\widehat{\mathcal{M}({}_2\mathrm{G})} - {}_2\widehat{\mu_1} = h_{2\cdot 1}\,\mathrm{S}_1 + h_{2\cdot 2}\,\mathrm{S}_2$$

Le progrès génétique global sera alors :

$$\widehat{\mathcal{M}(\mathrm{IG})} - \widehat{{}_\mathrm{I}\mu_1} = a_1\left\{\widehat{\mathcal{M}({}_1\mathrm{G})} - \widehat{{}_1\mu_1}\right\} + a_2\left\{\widehat{\mathcal{M}({}_2\mathrm{G})} - \widehat{{}_2\mu_1}\right\}$$

$$= (a_1h_{1\cdot 1} + a_2h_{2\cdot 1})\,\mathrm{S}_1 + (a_1h_{1\cdot 2} + a_2h_{2\cdot 2})\,\mathrm{S}_2$$

$$= w_1\sigma_1 i_1 + w_2\sigma_2 i_2 \qquad (14)$$

Le problème sera alors de déterminer i_1 et i_2 de telle sorte que le progrès génétique soit maximum. YOUNG et WEILER (1959) ont résolu un problème analogue pour deux caractères. YOUNG n'a envisagé que la sélection massale ; nos formules ont une valeur plus générale mais les résultats établis par YOUNG restent valables à notre niveau de généralisation puisque la nature de la méthode de sélection (critère et système de reproduction) n'a d'effet que sur les héritabilités H ou $h_{q\cdot r}$. FINNEY (1962) a généralisé au cas de plus de deux caractères. Les premières formules permettant d'approcher ce problème ont été développées par BIRNHAUM and MEYER (1953). Seul le cas de deux caractères sera considéré. Soit alors deux caractères liés X_1 et X_2 avec ρ le coefficient de corrélation phénotypique, et s_1 et s_2 les seuils de sélection sur la courbe normale réduite. L'intensité de sélection (en unité standard) pour chaque caractère résultant de la sélection sur les deux caractères, a pour expression d'après WEILER (1959) :

$$i_1 = \frac{z_1 p_2}{p} + \rho\,\frac{z_2 p_1}{p}$$

$$i_2 = \frac{z_2 p_1}{p} + \rho\,\frac{z_1 p_2}{p}$$

p est la proportion d'individus sélectionnés pour les 2 caractères ($p = p_1 p_2$ pour des caractères indépendants) ;

z_1 (z_2) est l'ordonnée de la courbe normale réduite correspondant au seuil de sélection s_1 (s_2) ;

p_1 (p_2) est la proportion d'individus au-delà du point de troncature, d'abscisse t_1 (t_2) telle que :

$$t_2 = \frac{s_2 - \rho s_1}{\sqrt{1 - \rho^2}} \qquad t_1 = \frac{s_1 - \rho s_2}{\sqrt{1 - \rho^2}}$$

Connaissant ρ et p à l'aide des tables de Pearson, il est alors possible de calculer i_1 et i_2 pour des valeurs variables de s_1 et s_2. YOUNG et WEILER (1960) ont alors établi des graphiques permettant de déterminer i_1, i_2, s_1 et s_2 connaissant ρ et p. En portant les différentes valeurs de i_1 et i_2 dans l'expression (14) il sera alors possible de retenir celles qui conduisent au progrès génétique maximum pour p, ρ, w_1 et w_2 fixés. Le tableau 1 reproduit l'exemple donné par YOUNG et WEILER (1960).

TABLEAU I

Sélection par niveaux indépendants sur 2 caractères.
Calcul de progrès génétique dans un cas particulier, pour déterminer la sélection optimale
(YOUNG et WEILER, 1960)

i_1	0,70	0,80	0,90	1,00	1,10	1,20	1,30
i_2	1,40	1,39	1,34	1,27	1,20	1,10	0,96
$\widehat{\mathcal{M}(1G) - {}_1\mu}$	5,60	5,77	5,82++	5,81	5,80	5,70	5,48

$\rho = 0{,}5 \qquad p = 0{,}20 \qquad w_1\sigma_1 = 2 \qquad w_2\sigma_2 = 3$

Ce tableau montre que dans l'exemple choisi le progrès génétique sera maximum pour la combinaison $i_1 = 0{,}90$, $i_2 = 1{,}34$ qui correspond à $s_1 = 0{,}30$ et $s_2 = 0{,}7$ pour une intensité de sélection assez forte, l'intensité de sélection sur chaque caractère est assez faible.

Dans le cas où les caractères sont phénotypiquement indépendants ($\rho = 0$, $h_{q.q} = H_q$), le progrès génétique a pour expression :

$$\widehat{\mathcal{M}(1G) - {}_1\mu_1} = a_1 H_1 \sigma_1 i_1 + a_2 H_2 \sigma_2 i_2$$

avec

$$i_1 = \frac{z_1}{p_1}, \qquad i_2 = \frac{z_2}{p_2} \qquad \text{et } p = p_1 p_2$$

il y a toujours le problème du choix de i_1 et i_2 pour maximiser le progrès génétique. Selon le rapport des coefficients de pondération des intensités de sélection i_1 et i_2, la proportion p d'individus retenus globalement, le tableau 2 établi par HAZEL et LUSH (1942) et YOUNG (1961), donne les proportions d'individus à retenir pour chaque caractère. Si les caractères sont de même importance, c'est-à-dire :

$$a_1 H_1 \sigma_1 = a_2 H_2 \sigma_2$$

(importance économique pondérée par l'héritabilité et l'écart type du caractère) ce qui n'implique pas $a_1 = a_2$, il en résulte :

$$p_1 = p_2 = \sqrt{p}.$$

Il apparaît que dès qu'un caractère devient plus important qu'un autre (de l'ordre de 3 fois), pour avoir le progrès génétique maximum, il suffit de faire porter la sélection sur lui ; on retombe ainsi dans le cas de la sélection pour un seul caractère qui ne présente pas d'inconvénient dans le cas d'indépendance. Il n'y a que si l'intensité de sélection est très forte qu'un caractère moins important pourra aussi être sélectionné. Le danger de la méthode de sélection par niveaux indépendants est justement d'accorder trop d'importance à des caractères peu importants par la valeur de $a_i H_i \sigma_i$ mais jugés importants par la valeur de a_i.

Par rapport à la sélection par index, la sélection par niveaux indépendants présente

TABLEAU 2

Proportion d'individus à sélectionner (p_1 et p_2) *pour chaque caractère, lorsque la proportion globale à sélectionner p est fixée, de même que l'importance relative des caractères* (cas d'indépendance : $\rho = 0$)

(HAZEL, LUSH (1942), YOUNG (1961))

$a_1H_1\sigma_1$	$p = 0,50$		$p = 0,20$		$p = 0,10$		$p = 0,05$	
$a_2H_2\sigma_2$	p_1	p_2	p_1	p_2	p_1	p_2	p_1	p_2
1	0,71	0,71	0,45	0,45	0,32	0,32	0,22	0,22
2	0,53	0,94	0,24	0,82	0,14	0,71	0,09	0,56
3	0,51	0,99	0,22	0,91	0,11	0,91	0,06	0,83
4	0,50	1,00	0,20	1,00	0,10	1,00	0,06	0,91

aussi l'avantage de la sélection simultanée sur plusieurs caractères, évitant ainsi l'effet défavorable de corrélations négatives. Elle est surtout plus souple d'emploi et d'un prix de revient d'application plus faible ; elle permet en effet d'éliminer des individus à différents stades de leur vie (stade jeune par exemple), alors que la sélection par index demande de conserver tous les individus candidats à la sélection jusqu'au moment de l'appréciation du dernier caractère.

Cas particulier de la sélection par niveaux indépendants
sélection pour un caractère (1) *sans changer la moyenne d'un autre* (2)

Cette situation a déjà été envisagée dans le cas de sélection par index.

Les expressions (13) conduisent immédiatement aux relations qui doivent exister entre les sélections différentielles :

$$\widehat{\mathcal{M}(_2G)} - {}_2\widehat{\mu}_1 = h_{2\cdot 1}\, S_1 + h_{2\cdot 2} S_2 = 0$$

soit

$$S_2 = -\frac{h_{2\cdot 1}}{h_{2\cdot 2}}\, S_1 \qquad (15)$$

Comme d'autre part les proportions d'individus sélectionnés sont liées entre elles pour une proportion p d'individus sélectionnés, il sera possible de déterminer S_1 et S_2 de telle sorte que la relation (15) soit satisfaite.

IV. — COMPARAISON DE L'EFFICACITÉ DES TROIS MÉTHODES

Les trois méthodes de sélection étudiées ne peuvent se comparer facilement que dans le cas de caractères indépendants. (HAZEL et LUSH, 1942, YOUNG, 1961). Si les caractères sont liés, il faudra avoir recours au calcul numérique et à la simulation. Si les caractères sont indépendants il apparaît toujours au niveau des trois méthodes, pour un caractère donné des quantités du type :

$$\lambda_q = a_q H_q \sigma_{_qP} \qquad \text{(pour simplifier nous poserons } \sigma_q = \sigma_{_qP}\text{)}$$

et ceci indépendamment de la méthode d'amélioration, c'est-à-dire du critère de sélection et du système de reproduction. Ces méthodes ne seront comparées que sur la base de l'effet de la sélection ; ayant pondéré le progrès génétique de chaque caractère par sa valeur agronomique ou économique, nous serons amenés à comparer l'effet de la sélection sur la valeur agronomique globale au niveau des quantités :

$$\Delta G = \begin{pmatrix}\text{Valeur agronomique après} \\ \text{1 cycle de sélection}\end{pmatrix} - \begin{pmatrix}\text{Valeur agronomique après} \\ \text{reproduction sans sélection}\end{pmatrix}$$

Cette quantité n'exprime pas forcément le progrès génétique, si en l'absence de sélection le système de reproduction utilisé ($\mathcal{M}$) a un effet sur la moyenne.

Chaque méthode sera supposée à son niveau optimum. Les indices suivants seront utilisés : T pour la sélection tandem, I pour la sélection par index, N pour la sélection par niveaux indépendants.

A. — Comparaison de la sélection tandem et de la sélection par index

Dans le cas de la sélection tandem, nous considérerons que s'il y a n caractères à sélectionner, il y a eu n cycles de sélection avec un caractère par cycle. Ainsi l'effet moyen de la sélection par cycle, au niveau de la valeur d'utilisation s'écrira, pour des caractères indépendants :

$$\Delta G_T = 1/n \sum_{q=1}^{n} a_q H_q \sigma_q i_q = 1/n \sum_{q=1}^{n} \lambda_q i_q$$

Dans la même situation l'effet de la sélection par index s'écrira :

$$\Delta G_I = i_I \sqrt{\sum_{q=1}^{n} a_q^2 H_q \sigma_q^2} = i_I \sqrt{\sum_{q=1}^{n} \lambda_q^2}$$

Si tous les λ_q sont égaux entre eux, ce qui n'entraîne pas l'égalité des coefficients a_q, il en résulte, avec une même intensité de sélection pour tous les caractères en sélection tandem et pour la sélection par index :

$$\frac{\Delta G_I}{\Delta G_T} = \sqrt{n}$$

Ainsi la sélection par index apparaît d'autant plus supérieure à la sélection tandem que le nombre de caractères considérés est grand. Pour un caractère particulier en un cycle, le progrès par index est $\frac{1}{\sqrt{n}}$ le progrès par sélection tandem. Si les caractères n'ont pas tous les mêmes valeurs de λ, la supériorité de la sélection par index reste, comme il est possible de le représenter par une analogie géométrique due à Lush et Hazel (1942) (fig. 4).

Si au lieu de porter sur un caractère pendant un cycle et sur un autre caractère pendant le cycle suivant, la sélection tandem porte pendant plusieurs cycles sur un même caractère et que l'on compare la sélection par index au progrès moyen par cycle de la sélection tandem, alors le résultat de la comparaison dépendra du carac-

tère choisi. Si la sélection tandem démarre par un caractère nettement plus important et pour plusieurs cycles alors la sélection par index ne lui sera guère supérieure (ou supériorité inférieure à $\sqrt{n}$) ; si elle démarre par un caractère peu important,

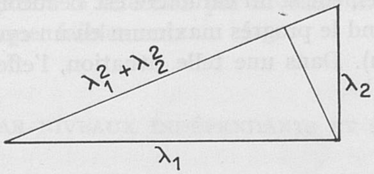


FIG. 4. — *Comparaison géométrique de la sélection tandem et de la sélection par index dans le cas de deux caractères indépendants*

En deux cycles la sélection tandem a un effet de $i\ (\lambda_1 + \lambda_2)$ alors qu'en un cycle la sélection par index a un effet de $i\ \sqrt{\lambda_1^2 + \lambda_2^2}$.

la sélection par index lui sera nettement supérieure (supériorité supérieure à $\sqrt{n}$). YOUNG (1961) a comparé la sélection par index au progrès maximum de la sélection tandem ; les conclusions sont alors immédiates, la supériorité de la méthode par index sera maximum si les caractères sont d'importance égale ; les deux méthodes tendront à être équivalentes si un caractère est nettement plus important que les autres (tabl. 3).

TABLEAU 3

Efficacité relative de la sélection par index et de la sélection tandem pour des caractères indépendants

(YOUNG, 1961)

2 caractères		3 caractères							
λ_1/λ_2	$\Delta G_I/\Delta G_T$	λ_1	λ_2	λ_3	$\Delta G_I/\Delta G_T$	λ_1	λ_2	λ_3	$\Delta G_I/\Delta G_T$
1	1,41	1	1	1	1,73	2	2	1	1,50
2	1,12	2	1	1	1,22	3	2	1	1,25
3	1,05	3	1	1	1,11	3	3	1	1,45
4	1,03	4	1	1	1,06	4	3	1	1,28
5	1,02	5	1	1	1,04	5	3	1	1,18
6	1,01	6	1	1	1,03	6	4	1	1,21

Par contre, la figure 4 montre que si la sélection tandem considère trop tôt un caractère de faible importance, la sélection par index tendra à être supérieure, en valeur relative à ce qu'elle serait avec des caractères d'égale importance. Ainsi la difficulté de la sélection tandem apparaît : même pour des caractères indépendants, il est difficile de déterminer le « chemin » qui conduit au progrès économique le plus rapide, (« le chemin », c'est-à-dire la façon de combiner les différents cycles de sélection sur les différents caractères). Cette difficulté sera encore bien plus grande lorsque des caractères seront en liaison négative.

Dans le cas où les caractères sont liés, il semble difficile de trouver une loi générale. Mais avec une simplification ($a_1 = a_2 = \sigma_1 = \sigma_2 = 1$, $H_1 = H_2$), YOUNG

(1961) a montré pour deux caractères que la sélection par index était d'autant plus efficace par rapport à la sélection tandem que la corrélation phénotypique était fortement négative. Cette conclusion semble d'ailleurs généralisable. Dans les autres cas, la sélection par index est au minimum égale à la sélection tandem, et sa supériorité diminue très rapidement si un caractère est beaucoup plus important que les autres (si toutefois on prend le progrès maximum en un cycle de la sélection tandem et non le progrès moyen). Dans une telle situation, l'effet de la corrélation entre caractère devient faible.

B. — Comparaison de la sélection par index et de la sélection par niveaux indépendants

Dans le cas de caractères indépendants, le rapport des progrès génétiques dépend des intensités de sélection et du nombre de caractères, c'est-à-dire en fonction des

$$\lambda_q = a_q \mathrm{H}_q \sigma_q$$

$$\frac{\Delta G_I}{\Delta G_N} = \frac{i_I \sqrt{\sum_{q=1}^{q=n} \lambda_q^2}}{\sum_{q=1}^{q=n} \bar{i}_q \lambda_q} = \frac{i_I}{i_N \sqrt{n}}$$

(si tous les λ_q sont égaux et avec une même intensité pour les différents caractères).

Le tableau 4 établi par Young (1961) montre dans le cas de deux caractères indépendants, le degré de supériorité de la sélection par index en fonction de valeurs de λ_1 et λ_2 et de p proportion d'individus sélectionnés.

TABLEAU 4

Efficacité relative de la sélection par index et de la sélection par niveaux indépendants dans le cas de deux caractères indépendants

(Young, 1961)

λ_1/λ_2	$p = 0,5$	$p = 0,2$	$p = 0,1$	$p = 0,05$
1	1,18	1,12	1,10	1,09
2	1,09	1,08	1,07	1,07
3	1,05	1,05	1,05	1,05
4	1,03	1,03	1,03	1,03

La sélection par index est d'autant plus supérieure à la sélection par niveaux indépendants que l'intensité de sélection est faible et que les caractères ont une importance comparable. En effet, si l'intensité de la sélection est faible (mesurée par leur λ) par la méthode des niveaux indépendants, l'intensité de la sélection sera faible pour certains caractères, alors qu'elle sera plus forte par la sélection par index.

Lorsque les caractères sont liés cette tendance se conserve. Et pour 2 caractères d'égale importance ($\lambda_1 = \lambda_2$) la supériorité de la méthode par index est d'autant plus marquée que la corrélation phénotypique est négative, quelle que soit la corrélation génotypique. Dans les autres cas, il n'apparaît pas de loi générale ; la sélection par index est au minimum égale à la sélection par niveaux indépendants, et si elle est supérieure elle ne l'est que faiblement.

C. — Sélection par niveaux indépendants et sélection tandem

Dans le cas de caractères indépendants, le rapport des progrès dépend des intensités de sélection et du nombre de caractères (t).

$$\frac{\Delta G_N}{\Delta G_T} = \frac{\sum_{q=1}^{q=t} i_q \lambda_q}{{}_T i_q \lambda_q}$$

Soit pour des λ_q égaux entre eux :

$$\frac{\Delta G_N}{\Delta G_T} = \frac{{}_N i \, t}{{}_T i}$$

${}_N i$: intensité de sélection sur un caractère avec la méthode des niveaux indépendants ;

${}_T i$: intensité de la sélection sur 1 caractère avec la méthode tandem.

$${}_T i = \frac{{}_T z}{{}_T p} \qquad \text{et} \qquad {}_N i = \frac{{}_N z_q}{{}_N p_q} = t\sqrt{p}$$

(${}_N p_q$ proportion d'individus sélectionnés pour le caractère q, et p proportion globale sélectionnée avec la méthode des niveaux indépendants.)

Cette simplification montre assez nettement l'effet du nombre de caractères sur la supériorité de la méthode par niveaux indépendants. Si l'intensité globale de sélection augmente pour un nombre fixé de caractères le rapport des progrès génétiques augmente assez faiblement. Le tableau 5 établi par Young (1961) montre pour 2 caractères l'effet de l'intensité de sélection (p, p. 100 individus retenus) et de l'importance relative des caractères (λ_1/λ_2) (en prenant le progrès maximum pour la sélection tandem).

TABLEAU 5

Efficacité relative de la sélection par niveaux indépendants et de la sélection tandem

(Young, 1961)

λ_1/λ_2	$p = 0,5$	$p = 0,2$	$p = 0,1$	$p = 0,05$
1	1,21	1,26	1,28	1,30
2	1,02	1,04	1,04	1,05
3	1,00	1,00	1,01	1,01

La supériorité de la méthode par niveaux indépendants est très nette pour des caractères d'égale importance ($\lambda_1 = \lambda_2$). Dès qu'un caractère est deux fois plus important qu'un autre, l'avantage de la sélection par niveaux indépendants est très diminué et l'effet de l'intensité de la sélection est très faible. En effet, si un caractère est important par rapport à tous les autres, c'est pratiquement sur lui seul que porte la sélection par niveaux indépendants.

Dans le cas de caractères liés mais d'égale importance le rapport des progrès est fonction de la corrélation phénotypique et la supériorité de la méthode par niveaux indépendants sera plus marquée avec une faible corrélation ou une corrélation négative. Dans les autres cas, caractères d'inégale importance, quelle que soit la corrélation entre les caractères, les 2 méthodes sont très voisines.

V. — REMARQUE SUR UNE AUTRE MÉTHODE DE SÉLECTION

La méthode de sélection de différents caractères en « parallèle » à partir du matériel de départ, suivie de leur recombinaison, n'a pas été envisagée, car elle est plus délicate d'étude.

La première étape se ramène à plusieurs sélections indépendantes sur un caractère. Le progrès sur un caractère sera donc plus rapide que par l'utilisation de l'index, bien qu'un index particulier pourrait être utilisé pour maximiser ce progrès en utilisant des caractères n'entrant pas directement dans la valeur d'utilisation. Cette première phase a donc l'intérêt de conduire assez rapidement à un matériel spécialisé.

Au niveau de la phase de recombinaison, dans la mesure où il s'agit de caractères complexes, à faible héritabilité, alors il sera nécessaire d'avoir recours à la sélection par index ou par niveaux indépendants. Par rapport à une sélection simultanée sur les caractères considérés qui aurait porté directement sur le matériel de départ, le progrès dans cette deuxième phase ne sera pas plus rapide, sauf si les caractères sont liés positivement. Lorsque les caractères sont liés négativement, la variabilité risque d'avoir diminué et dans ce cas le progrès serait plus lent. De plus, si pour cette recombinaison on réalise une population avec des géniteurs spécialisés, il faudrait au moins deux cycles de multiplication en panmixie pour provoquer des recombinaisons favorables entre caractères avant de commencer la sélection. Cela sera efficace pour la partie de la liaison entre caractères due au linkage, mais augmente encore la durée de la sélection. Dans cette population la fréquence des gènes favorables pour chaque caractère sera inversement proportionnelle au nombre de géniteurs. Ainsi si le nombre de caractères à recombiner est trop grand, la fréquence de certains gènes favorables dans cette population risque même d'être plus faible que dans la population de départ. Une telle méthode pourrait cependant s'envisager pour recombiner deux caractères.

Cette méthode ne sera donc efficace que pour des caractéristiques génétiquement simples (mono-factorielles) et très héritables. Il faut avoir le minimum d'erreur dans l'appréciation de la valeur du génotype. Dans ce cas, la recombinaison pourra se faire par back-cross, ou même au niveau de variétés hybrides si les caractères à recombiner sont dominants. Mais là encore, ce type de recombinaison ne sera facile que pour un nombre très limité de caractères (2). Du point de vue de la stratégie de

la sélection, pour satisfaire rapidement un objectif précis, la sélection sur un seul caractère à la fois sera utilisée ; mais, parallèlement il faudra commencer une sélection en considérant tous les caractères simultanément pour ne pas trop retarder l'apparition de la variété ayant le maximum de caractéristiques favorables.

CONCLUSION

L'introduction du concept d'héritabilité généralisée nous a permis de comparer trois méthodes de choix des unités génétiques (individus, familles), pour plusieurs caractères, quels que soient le critère d'appréciation de leur valeur et le système de reproduction pour passer à la génération suivante. Si chaque méthode est à son niveau optimum, la sélection par index n'est jamais inférieure à la sélection par niveaux indépendants qui elle-même n'est jamais inférieure à la sélection tandem. En moyenne, la sélection par index est supérieure ou égale à la sélection par niveaux indépendants elle-même supérieure ou égale à la sélection tandem.

La supériorité de la sélection par index augmente avec le nombre de caractères sélectionnés, mais diminue lorsque les caractères considérés ont une importance relative (mesurée par λ_q) très différente ; pour des caractères d'égale importance la sélection par index est nettement supérieure. La supériorité de la méthode par index par rapport à la sélection par niveaux indépendants est un peu plus marquée pour les faibles intensités de sélection ; mais par rapport à la sélection tandem, elle est indépendante de l'intensité de sélection. Lorsque les caractères sont liés entre eux, avec une égale importance, la sélection par index apparaît encore supérieure et d'autant plus que la corrélation phénotypique est faible ou négative. Si les caractères sont d'importance inégale, (c'est-à-dire si un caractère domine) quelles que soient les corrélations phénotypiques et génotypiques, la supériorité de la méthode par index est moins nette et sans loi simple.

La supériorité de la méthode par niveaux indépendants par rapport à la sélection tandem augmente avec l'intensité de sélection et le nombre de caractères ; cette supériorité est d'autant moins marquée que les caractères ont une importance relative différente. Lorsque les caractères sont liés entre eux, et d'égale importance, la supériorité de la méthode par niveaux indépendants par rapport à la sélection tandem sera d'autant plus marquée que la corrélation phénotypique sera faible ou négative. Dès que les caractères sont d'importance inégale, si un caractère domine, quelles que soient les corrélations phénotypiques et génotypiques, les deux méthodes sont comparables.

Ainsi d'un point de vue génétique la sélection tandem apparaît inférieure aux deux méthodes : sélection par niveaux indépendants et sélection par index. De ces deux méthodes, la sélection par index est en moyenne la meilleure, mais elle est aussi d'un prix de revient plus élevé ; la sélection par niveaux indépendants apparaît plus souple d'emploi. La seule justification de la sélection tandem ou de la sélection en parallèle de plusieurs caractères, est une priorité dans les objectifs à court terme. A long terme, pour recombiner toutes les caractéristiques favorables dans une même variété, il est nécessaire de sélectionner simultanément sur tous les caractères.

Reçu pour publication en octobre 1972.

SUMMARY

SELECTION FOR SEVERAL CHARACTERS
CRITICAL SYNTHESIS AND GENERALISATION

A general expression for the genetic advance under individual selection on one character is established. It is valid whatever the system of evaluation of the breeding value, and whatever the mating system used to produce the next generation. The classical concept of heritability is replaced by that of generalized heritability. This concept allows the comparison of the relative efficiency of different methods of choosing individuals for several characters — tandem selection, selection by culling levels, index selection — whatever the breeding method. Thus results of HAZEL and LUSH (1942), YOUNG (1961), ROUVIER (1969) can be extended to any breeding method.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BIRNBAUM Z. W., MEYER P. L., 1953. On the effect of truncation in some or all coordinates of a multinormal population. *J. Ind. Soc. agri. Statistics*, **5**, 15-27.

BOYER J. P., 1958. Théorie et calcul des index de sélection. *Ann. Zootech.*, **7**, 193-242.

ELSTON R. C., 1963. A weight free index for the purpose of ranking of selection with respect to several traits at a time. *Biometrics*, **19**, 85-97.

FALCONER D. S., 1961. *Introduction to quantitative genetics.* Oliver and Boyd, Edinburgh, London, 365. p.

FINNEY D. G., 1962. Genetics gains under three methods of selection. *Genet. Res.*, **3**, 417-423.

GALLAIS A., 1974. Some aspects of breeding theory with particular reference to autotetraploids. *Theor. appl. Genet.* (sous presse).

GILLOIS M., 1964. *La relation d'identité en génétique.* Thèse Fac. Sci., Paris, 215 p.

GRIFFING B., 1960. Theoretical consequences of truncation selection based on the individual phenotype. *Aust. J. biol. Sci.*, **13**, 307-343.

GRIFFING B., 1967. Selection in reference to biological groups. I. Individual and group selection applied to populations of unordered groups. *Aust. J. biol. Sci.*, **20**, 127-39.

GRIFFING B., 1968. Selection in reference to biological groups. III. Generalized results of individual and group selection in terms of parents offspring covariances. *Aust. J. biol. Sci.*, **21**, 1171-78.

HAZEL L. N., LUSH J. L., 1942. The efficiency of the three methods of selection. *J. Hered.*, **33**, 393-399.

HENDERSON C. R., 1963. Selection index and expected genetic advance. In HANSON W. D. (Éd.) « *Statistical genetics and plant breeding* ». Natl. Acad. Sci. Nat. Res. Council, Publ. 982, 141-163.

LUSH J. L., 1947. Family merit and individual merit as bases for selection. Part I. *Amer. Naturalist*, **81**, 241-261. Part II. *Amer. Naturalist*, **81**, 362-379.

MALLARD J., 1972. La théorie et le calcul des index de sélection avec restrictions : synthèse critique. *Biometrics*, **28**, 713-736.

PEASE A. H. R., COOK G. L., GREIG M., CUTHBERTSON A., 1967. Combined testing. *Pig Industry Development Authority Hitchin. Herts. England. Report* DA 188.

PEDERSON D. G., 1969. The prediction of selection response in a self fertilizing species. II. Family selection. *Aust. J. biol. Sci.*, **22**, 1245-1247.

ROUVIER R., 1969 *a*. *Contribution à l'étude des index de sélection sur plusieurs caractères.* Thèse Doctorat 3e cycle Fac. Sci. Paris.

ROUVIER R., 1969 *b*. Calcul des index de sélection dans le cas d'individus consanguins et apparentés quelconques. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **1**, 67-70.

ROUVIER R., 1969 *c*. Pondération des valeurs génotypiques dans la sélection par index sur plusieurs caractères. *Biometrics*, **25**, 295-308.

SMITH F., 1936. A discriminant function for plant selection. *Ann. Eugen.*, **7**, 240-250.

WEILER H., 1959. Means and standard deviations of a truncated normal bivariate distribution. *Aust. J. Stat.*, **1**, 73-81.

WILLIAMS J. S., 1962. The evaluation of selection index. *Biometrics*, **18**, 375-393.

YOUNG S. S. Y., WEILER H., 1960. Selection for two correlated traits by independent culling levels. *J. Genetics*, **57**, 329-338.

YOUNG S. S. Y., 1961. A further examination of the relative efficiency of three methods of selection for genetic gains under less restricted conditions. *Genet. Res.* (Camb.), **2**, 106-121.

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (3), 209-220.

DISJONCTION OU NON DISJONCTION EN F_2 SUIVANT LE SENS DU CROISEMENT ENTRE UN MUTANT DE BLÉ ET SA LIGNÉE D'ORIGINE

H. TOUVIN

avec la collaboration technique de D. LEBLANC

Station d'Amélioration des Plantes,
Laboratoire de Mutagenèse,
B. V. 1540,
21034 Dijon Cedex

RÉSUMÉ

A la suite d'un traitement aux rayons γ (15 kR) appliqué sur graines sèches à une lignée fixée de blé tendre A, il est apparu en M_2 une lignée homogène, précoce B.

L'étude de ce mutant conduit aux observations suivantes :

1. Le caractère de précocité est stable dans la lignée mutante au cours des générations successives.

2. Les produits des croisements réciproques entre le mutant B et la lignée d'origine A, donnent des résultats différents selon le sens du croisement.

a) En F_1, les hybrides sont plus précoces que le mutant. La F_1 qui a reçu le caractère de précocité par voie maternelle se développe plus rapidement que la F_1 réciproque. Il y a donc un effet maternel.

b) En F_2, la descendance de l'hybride (♀A × B), produit deux phénotypes, l'un précoce l'autre tardif, alors que l'hybride (♀B × A), ne produit que des plantes précoces.

c) Les proportions de ségrégations en F_2 et dans la plupart des backcross indiquent qu'il n'intervient qu'un seul gène dans la transmission héréditaire du caractère.

D'après ces résultats, on peut évoquer l'existence d'un gène majeur de précocité dont l'expression serait soumise à l'influence du cytoplasme.

Cette note rapporte les résultats d'hybridations entre un mutant de précocité, obtenu par irradiation γ, et sa lignée d'origine V 81-12 de *Triticum aestivum*.

Ce caractère de précocité qui se comporte comme dominant s'exprime de manière différente selon le sens du croisement.

Il n'est du reste pas rare que, chez les mutants provenant de traitements muta-

gènes, les effets des facteurs génétiques nucléaires mutés soient associés à d'autres effets dont la nature de l'hérédité, à expressivité variable, est encore inconnue. On sait, par ailleurs, que le traitement mutagène peut induire des mutations extranucléaires qui intéressent notamment le système chlorophyllien (ROBBELEN, 1963 ; DULIEU, 1966) ou anthocyanique (CORNU, 1970). D'autres altérations peuvent engendrer une stérilité-mâle à déterminisme cytoplasmique (KINOSHITA et TAKAHASHI, 1969).

L'étude porte donc sur les F_1 et les générations de disjonctions F_2 et F_3 ainsi que sur les backcross réciproques.

MATÉRIEL

Le matériel est une lignée fixée de blé d'hiver (V 81-12). Cette lignée irradiée aux rayons γ du Cobalt 60, à la dose de 15 kR a donné un certain nombre de mutants. Le mutant étudié (M 2840) actuellement en M_8 se caractérise particulièrement par une nette précocité d'épiaison par rapport à la lignée d'origine. Dès la M_2 ce mutant est apparu comme une lignée homogène précoce. Par commodité, la lignée de départ sera désignée dans le texte par la lettre A et son mutant par la lettre B.

MÉTHODES

Le premier essai comparatif a été réalisé en serre sur un mélange de tourbe-gravier irrigué par une solution nutritive (Essai I en 1970).

Par la suite, afin de confirmer les résultats, les essais ont été poursuivis en serre mais au sol, fertilisé par un apport d'engrais organiques et minéraux appropriés (essai II en 1971 ; essai III en 1972). Pour les trois essais, les plantes cultivées à l'automne, en terrines, sont vernalisées sous conditions des températures extérieures jusqu'à la fin du mois de décembre. Le repiquage en place se fait suivant un dispositif d'essai-blocs avec 6 répétitions. La parcelle élémentaire comprend 48 plantes réparties sur 6 lignes de 8 plantes espacées de 0,25 m. Les données relevées dans l'ensemble des essais sont les suivantes :

— hauteur des plantules 4 mois après le semis ;
— date d'épiaison du brin maître ;
— nombre de talles-épis au moment de l'épiaison du brin maître ;
— hauteur des plantes à la récolte ;
— nombre de grains par épi ;
— poids de 1 000 grains ;
— poids moyen de grains par plante.

RÉSULTATS

1. — *Comportements comparés de la lignée temoin* (A) *et de la lignée mutante* (B)

Le tableau 1 représente les valeurs moyennes des essais réalisés pendant 5 années.

Chez M 2840 l'épiaison a lieu en moyenne 8 jours avant le témoin ; le tallage et la hauteur sont moindres. Ces caractères sont corrélatifs de la précocité. Dans les disjonctions des croisements les plantes précoces sont plus courtes et tallent moins que les plantes tardives. Par contre le caractère « fertilité de l'épi » (nombre de grains par épi) se transmet de manière indépendante dans les descendances.

TABLEAU I

Comparaison du mutant (M 2840) *avec la lignée d'origine* (V 81-12)
(moyennes d'essais au champ sur 5 années)

	Hauteur à la récolte (en cm)	Épiaison (en j/rapport au témoin)	Nombre de talles-épis	Nombre de grains/épi	Poids de 1 000 grains	Observations
V 81-12 = A (témoin)	104	0	5,1	37,6	36,97	Lignée de départ
M 2840 = B	96*	— 8*	4,0*	50,2*	36,37	Mutant précoce
P.p.d.s. à 5 p. 100	1,8	—	0,7	7,8	1,8	

* Indique une différence significative par rapport au témoin.

2. — *Résultats de l'essai I* (1970)

Cet essai comprend : la lignée témoin (A), la lignée mutante (B), la F_1 $(A \times B)^1$ et la F_1 $(B \times A)^1$ (tabl. 2).

Quatre mois environ après le semis (114 j), alors que la hauteur moyenne des plantes était équivalente pour les deux parents, on constate chez les F_1 une taille supérieure à celle des parents (40 p. 100 environ). Il y a donc hétérosis des F_1 par rapport aux parents.

TABLEAU 2

Filiation des hybrides étudiés dans les trois essais de serre

Essai I 1970	Essai II 1971	Essai III 1972
F_1 $(A \times B)^1$ →	F_2 $(A \times B)^1$ →	F_3 $(A \times B)^1$
F_1 $(B \times A)^1$ →	F_2 $(B \times A)^1$ →	F_3 $(B \times A)^1$
	F_1 $(A \times B)^2$ →	F_2 $(A \times B)^2$
	↘ ↗	BC_1 divers
	F_1 $(B \times A)^2$ →	F_2 $(B \times A)^2$
		F_1 $(A \times B)^3$
		F_1 $(B \times A)^3$

La lignée utilisée comme ♀ dans les croisements est toujours placée en premier [ex : F_1 $(A \times B)^1$ A = ♀ ; B = ♂].

Le chiffre en exposant indique le rang du croisement et permet de suivre la filiation entre générations d'un essai à l'autre.

Deux autres mensurations sont faites, l'une à la sortie de la dernière feuille de l'hybride le plus précoce, l'autre au moment de la récolte. La courbe de hauteur des plantes traduit une vitesse de croissance plus grande de la F_1 (B × A)[1] par rapport à la F_1 réciproque. Cette différence s'estompe après l'épiaison (fig. 1). En

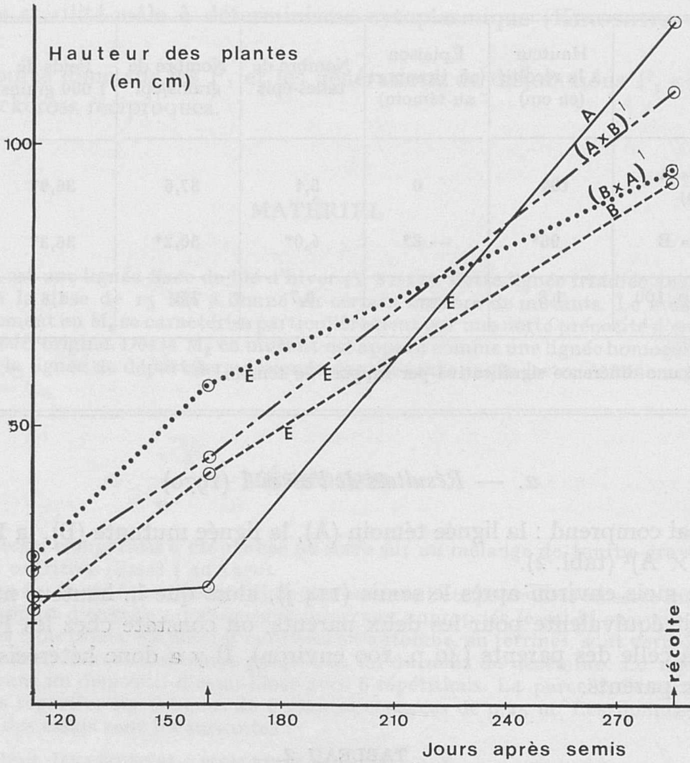


Fig. 1. — *Représentation graphique de l'évolution de la hauteur des plantes* (essai I, 1970)

→ niveau des mensurations
——— Lignée d'origine A
- - - - - - - Lignée mutante B
— — — — F_1 (A × B)[1]
· · · · · · · F_1 (B × A)[1].
E : niveau de l'épiaison
(la plus grande précocité de la F_1 (B × A)[1] est marquée par sa rapidité de croissance)

effet, l'épiaison de l'hybride (B × A)[1] a lieu 22 jours avant celle de (A × B)[1] ; la hauteur finale des plantes et le nombre de talles sont alors corrélativement moins importants (tabl. 3). Notons que l'épiaison s'est produite de façon rapide et homogène pour les parents comme pour les hybrides. Les différences observées sont donc réelles mais particulièrement exacerbées dans ces conditions de serre.

3. — *Résultats de l'essai II* (1971)

Mis en place en serre de pleine terre, cet essai comprend les parents A et B, de nouveaux hybrides réciproques F_1 (A × B)[2] et les descendances F_2 issues des premières F_1 autofécondées. Les observations portent sur un effectif de 240 plantes par lignée ou croisement.

TABLEAU 3

Résultats de l'essai I (1970) : *comparaison des hybrides* F_1 *réciproques et des lignées parentales, V 81-12* (lignée d'origine A), *M 2840* (lignée mutante précoce B)

Culture en serre sur un mélange tourbe + gravier irrigué par une solution nutritive

Hybrides et lignées parentales	Hauteur moyenne des plantes (en cm)			Précocité			Tallage	Poids moyen du grain sec
	16 janv.	4 mars	7 juil.	Date d'épiaison	Nbre jours semis-épiaison	En jours par rapport à la lignée d'origine	Nbre d'épis par plante	Par plante (en cg)
F_1 (♀ B × A)[1]	26	57	95	14/3	171	— 55	6,2	1 468
F_1 (♀ A × B)[1]	25	44	109	5/4	193	— 33	11,0	2 567
Lignée mutante (B)	18	41	94	25/3	182	— 44	6,9	1 565
Lignée d'origine (A)	19	21	122	8/5	226	0	10,5	2 507
Moyenne des parents	18,5	31,0	108	—		—	8,7	2 036
P.p.d.s. (p = 0,05)	4,8	4,2	10,0					

Poids moyen du grain sec — Comparaison des valeurs de t (t = 1,96 p = 0,05)

	B	AB	BA
A	4,578*	0,331	5,794*
B		5,448*	0,534
AB			6,129*

* : différence significative entre les éléments comparés entre lignes et colonnes.

M 2840 terminait d'épier le 19-4 tandis que V 81-12 commençait d'épier le 25-4. L'écart entre les dates d'épiaison des parents est donc très réduit en regard des observations de 1970. Les courbes d'épiaison des deux F_1 sont homogènes et pratiquement identiques (fig. 2) et traduisent une dominance de la précocité. Par contre, on note une différence marquée de comportement entre les F_2 réciproques (fig. 3). Les plantes F_2 issues du croisement $(A \times B)^1$ présentent une courbe d'épiaison à deux sommets avec une prédominance du nombre des plantes précoces. Les plantes du croisement $(B \times A)^1$ se répartissent au contraire suivant une courbe d'épiaison symétrique. Ceci confirme donc l'effet maternel déjà mis en évidence par les F_1 de l'essai I.

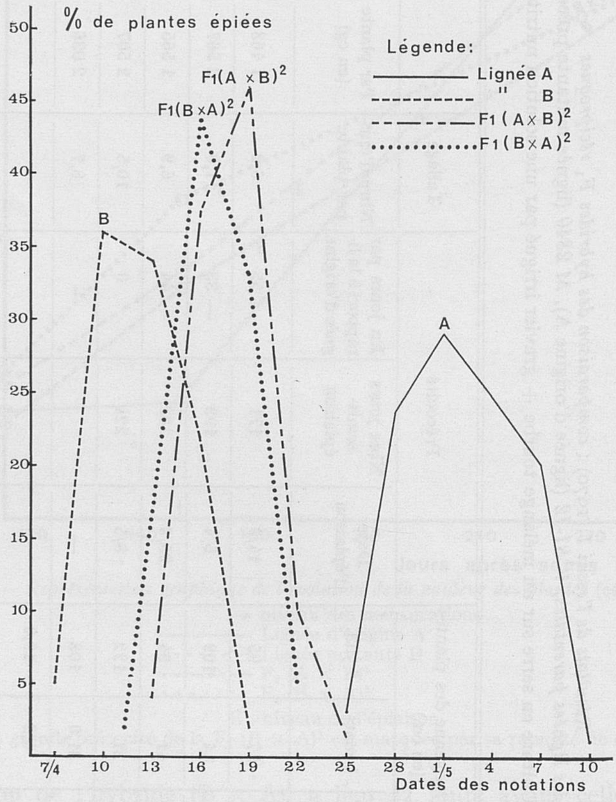


FIG. 2. — *Courbes d'épiaison comparées des lignées A et B et de leurs hybrides F_1 réciproques* (essai II 1971 en serre de pleine terre)

Le test de normalité de ces distributions est hautement significatif. Leurs formes suggèrent cependant que grâce à la robustesse du test « *t* » le niveau de signification théorique n'est pas trop biaisé.

4. — *Résultats de l'essai III* (1972)

En 1972, toujours en serre de pleine terre, l'essai comprenait les parents, de nouveaux hybrides F_1 $(A \times B)^3$, les F_2 issues des croisements $(A \times B)^2$, ainsi que les back-cross utilisant l'un et l'autre des parents comme femelle. Les tableaux 4 et 5 rendent compte de la répartition des épiaisons.

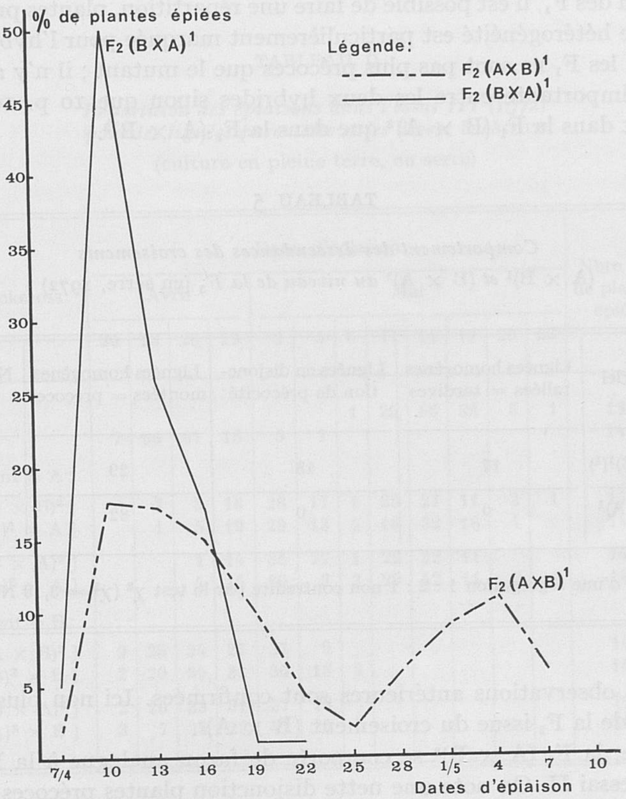


FIG. 3. — *Courbes d'épiaison des* F_2 *issues des croisements réciproques entre la lignée A et son mutant B*
(essai II 1971, en serre de pleine terre)

TABLEAU 4

Répartition des épiaisons dans l'essai III (1972) *pour les lignées parentales, les hybrides réciproques* F_1 *et* F_2 *issus de croisements réciproques*
(culture en pleine terre, en serre)

Lignées et hybrides	Dates d'épiaison												Nbre total de plantes épiées	Nature de la disjonction
	Avril				Mai									
	20	23	26	29	2	5	8	11	14	17	20	23		
A							1	25	66	38	5	1	136	
B	7	50	61	18	5	1							142	
$F_1 (A \times B)^3$			8	45	55	31		1			3		143	
$F_1 (B \times A)^3$	2	13	13	22	41	20	2	12	11	4	3		143	
$F_2 (A \times B)^2$	7	7	15	14	32	23	4	5	18	15	2		142	3 : 1 $\chi^2 = 2{,}035$
$F_2 (B \times A)^2$	6	3	11	36	43	9							108	aucune disjonction

Au niveau des F_1, il est possible de faire une répartition, plantes précoces/plantes tardives. Cette hétérogénéité est particulièrement marquée pour l'hybride (B × A)[3]. Dans cet essai les F_1 ne sont pas plus précoces que le mutant ; il n'y a pas non plus de différence importante entre les deux hybrides sinon que 10 p. 100 des plantes épient plus tôt dans la F_1 (B × A)[3] que dans la F_1 (A × B)[3].

TABLEAU 5

Comportement des descendances des croisements
(A × B)[1] *et* (B × A)[1] *au niveau de la* F_3 (en serre, 1972)

Nature du matériel	Lignées homogènes tallées = tardives	Lignées en disjonction de précocité	Lignées homogènes montées = précoces	Nombre de lignées observées
Croisement (A × B)[1](1)	17	48	29	94
Croisement (B × A)[1]	0	0	82	82

(1) Hypothèse d'une ségrégation 1 : 2 : 1 non contredite par le test χ^2 (χ^2 = 3,10 NS).

En F_2, les observations antérieures sont confirmées. Ici non plus, il n'y a pas de disjonction de la F_2 issue du croisement (B × A)[2].

Par contre, la F_2 (A × B)[2] se comporte de façon analogue à la F_2 homologue étudiée dans l'essai II. On note une nette disjonction plantes précoces : plantes tardives. L'hypothèse d'une ségrégation suivant les proportions 3 : 1, à l'avantage des plantes précoces, n'est pas infirmée par le test χ^2. La précocité serait donc commandée par le seul gène dominant.

5. — *Étude des* F_3

Le tableau 5, qui reproduit la répartition des plantes dans les descendances F_3 des hybrides F_1 de 1970, autorise l'hypothèse d'une disjonction 1 : 2 : 1 pour le croisement (A × B)[1] alors que le croisement (B × A)[1] ne présente aucune ségrégation décelable, toutes les lignées étant du type précoce.

6. — *Étude des backcross*

L'intervention d'un seul gène se traduit également par la ségrégation de certains backcross (tabl. 6). Quand B est le parent récurrent toute la descendance est précoce. Le sens du croisement n'a pas d'influence. Les backcross [(A × B) × B] et [B × (A × B)] ont des descendances identiques. Par contre, lorsque le parent récurrent est la lignée A, les descendances présentent une disjonction du type 1 : 1. Il y a cependant une anomalie dans le backcross [(B × A)[2] × A] pour lequel les proportions observées sont significativement différentes des proportions attendues ; il y a plus de plantes tardives que de plantes précoces.

TABLEAU 6

Répartition des épiaisons dans l'essai III (1972)
pour les lignées parentales et les divers backcross
(culture en pleine terre, en serre)

Parents et backcross	Dates d'épiaison												Nbre tot. de plantes épiées	Test de disjonction 1:1 Valeur de χ^2
	Avril				Mai									
	20	23	26	29	2	5	8	11	14	17	20	23		
A							1	25	66	38	5	1	136	
B	7	50	61	18	5	1							142	
a) parent recurrent = A :														
BC_1 [A × (A × B)²]		7	5	16	28	17	1	25	27	11	3	1	141	0,178 NS
BC_1 [(A × B)² × A]		1	5	19	29	13	4	18	32	16	4		141	0,348 NS
BC_1 [A × (B × A)²]			1	14	35	27	1	22	32	11			143	0,846 NS
BC_1 [(B × A)² × A]			4	15	29	3	3	29	42	14	3	1	143	11,74 S
b) parent recurrent = B :														
BC_1 [B × (A × B)²]	9	25	34	27	37	9							141	
BC_1 [(A × B)² × B]	2	20	39	31	35	13	2						142	
BC_1 [B × (B × A)²]	2	26	33	31	37	13							142	
BC_1 [(B × A)² × B]	3	7	33	23	47	27	2						142	

TABLEAU 7

Comportement de la descendance des plantes tardives issues de backcross

N° backcross	Précoces	Demi-précoces	Tardives	Très tardives	Disjonctions	Nbre total de lignées
BC_1 [A × (B × A)]	0	25	3	1	11	40
BC_1 [(B × A) × A]	0	1	7	5	7	20

Dates d'épiaisons :
Précoces : 21/5 au 24/5 = Lignée B
Demi-précoces : 25/5 au 1/6
Tardives : 2/6 au 5/6 = Lignée A
Très tardives : au-delà du 5/6.

Par ailleurs, on constate que le caractère « tardiveté » chez les plantes tardives issues des backcross, plantes normalement homozygotes récessives, n'est pas fixé. En effet, comme le montre le tableau 7 ces plantes n'ont pas le même niveau génétique pour le caractère intéressé. Pour les deux types de backcross considérés $BC_1[A \times (B \times A)]$ et $[(B \times A) \times A]$ les descendances des plantes qui ont épié vers le 15/5 en 1972 (cf. tabl. 6) produisent soit des lignées homogènes demi-précoces, soit des lignées homogènes tardives ou encore des lignées en disjonction. Soulignons que les types demi-précoces épient peu de temps après le mutant et qu'il apparaît des lignées nettement plus tardives que la lignée de départ.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Si l'on se limite au critère « précocité » basé sur les dates d'épiaison, on constate que :

1° Le caractère « précocité » reste phénotypiquement stable dans la lignée mutante (résultats des essais sur 5 années).

2° Cependant les F_1, (mutant $\times$ témoin) ou (témoin $\times$ mutant), peuvent être homogènes ou hétérogènes pour ce caractère.

3° Les F_2 issues des F_1 $(B \times A)$ où le mutant est utilisé comme parent femelle ne se disjoignent pas ; Ce fait est à rapprocher de la non disjonction de la lignée mutante en M_2.

Par contre, les F_2 issues des F_1 $(A \times B)$ produisent des plantes précoces et des plantes tardives suivant les proportions 3 : 1.

4° Les backcross dont le parent récurrent est la lignée A montrent tous une disjonction précoce : tardif, quelles que soient leurs origines. Les plantes les plus tardives n'ont pas le même niveau génétique pour le caractère « précocité ».

Ces faits conduisent à admettre que la mutation induite est une *mutation génique dominante* (P) dont l'effet principal est d'accroître la précocité, donc la vitesse de croissance.

En outre, cette mutation à un effet pléiotropique ; elle entraine une légère réduction de la taille et du tallage et une augmentation du nombre de grains par épi. D'autre part, l'apparition du mutant sous la forme d'une lignée homogène en M_2, l'effet d'hétérosis observé chez certaines F_1, la non disjonction en F_2, le comportement anormal des plantes tardives issues de backcross suggèrent l'hypothèse de l'influence *d'un facteur cytoplasmique*. En effet :

a) A l'origine, dans la plante M_1, la situation génique devait être $\boxed{P/+}$. On aurait donc dû avoir une disjonction en M_2, ce qui n'a pas été observé. La situation en F_2 est analogue lorsque le mutant est utilisé comme plante-mère.

Ces cas de non-disjonction peuvent s'expliquer de manières différentes :

1° Soit en évoquant un phénomène de paramutation de l'allèle [+] en présence de [P]. La situation hétérozygote $\boxed{P/+}$ devient $\boxed{P/P'}$, P' ayant des fonctions analogues à P (Coe, 1966).

2° Soit en faisant appel au mécanisme de crossing-over somatique qui aurait conduit à une lignée cellulaire prépondérante homozygote [P/P] donc avec formation d'un seul type de gamète P (RAPOPORT et DEMTSHENKO, 1971).

3° Soit qu'il s'agisse d'une incompatibilité cytoplasme/noyau entraînant une létalité embryonnaire dans certains cas. Les embryons de formule [++] à l'intérieur de la lignée mutante ou lorsque celle-ci est plante-mère, ne se forment pas.

4° Soit en admettant que les plantes de formule [++], c'est-à-dire à cytoplasme muté, sont précoces : l'expression du gène [+] est inhibée par un facteur cytoplasmique provenant de la lignée mutante.

b) La disparité des F_1, homogènes ou hétérogènes suivant les cas, amène à éliminer la première hypothèse.

— Le crossing-over somatique, qui peut se concevoir au niveau de la M_2, n'est qu'un phénomène fortuit. Il ne peut donc pas expliquer la non-disjonction systématique des F_2 (B × A).

— La troisième hypothèse permet par contre d'expliquer l'hétérogénéité de certaines F_1 puisque, à l'intérieur de la lignée B, subsisterait une majorité de plantes hétérozygotes [P/+].

Cette hypothèse sera vérifiiée de deux manières différentes ; d'une part en comparant entre elles les descendances d'autofécondation de nombreuses plantes de la lignée mutante et leurs croisements individuels avec la lignée témoin et d'autre part en observant, *in situ*, la létalité embryonnaire et au microscope, le développement du pollen.

— La quatrième hypothèse a aussi l'avantage d'expliquer les résultats variables des F_1 ; les génotypes [PP] [P/+] et [+/+], sur cytoplasme muté, correspondant tous à des plantes précoces, peuvent coexister dans la lignée mutante.

Quoiqu'il en soit, l'instabilité du caractère au niveau des plantes tardives issues de backcross conduit à admettre qu'il peut s'agir d'une hérédité cytoplasmique bilatérale. On sait en effet que l'apport cytoplasmique du gamétophyte mâle n'est pas négligeable chez les plantes supérieures (TILNEY-BASSETT, 1963). Les phénomènes observés attirent une fois de plus l'attention sur le fait que les traitements mutagènes peuvent modifier les composantes héréditaires du cytoplasme. Ils soulignent l'importance des croisements réciproques pour l'étude génétique des mutants.

Reçu pour publication en octobre 1973.

REMERCIEMENTS

Nous remercions MM. A. CORNU et H. DULIEU du Laboratoire de Mutagenèse de Dijon pour leurs observations et conseils, quant à l'interprétation des phénomènes observés.

Nous remercions également les lecteurs de cet article, MM. Y. DEMARLY et J. P. DOAZAN pour leurs remarques et suggestions.

SUMMARY

DISJUNCTION OR NON-DISJUNCTION IN F_2 GENERATION ACCORDING TO THE CROSS BETWEEN A WHEAT MUTANT AND ITS ORIGINAL LINE

An early homogeneous mutant line (B) was obtained in M_2 generation following the gamma-rays (15 kR) treatment of the dry seeds of a fixed homogeneous line of soft wheat (A).

The study of this mutant leads to the following observations :

1. The earliness is stable in the mutant stock during successive generations and in different climatic conditions.

2. The products of reciprocal crosses between the mutant B and the original line A, compared in micro-tests under greenhouse conditions gave following different results according to the cross :

a) In the F_1, the reciprocal hybrids (A × B, B × A) are earlier than the mutant. The F_1 offsprings (B × A) which received the earliness characteristic from the female parent, develop more rapidly than the reciprocal F_1 hybrid (A × B). Thus, this shows that there exist a maternal effect from the mutant side.

b) In the F_2, the descendants of the hybrid (A × B) segregated phenotypically in two classes, early and late, whereas the other hybrid (B × A) produces only early plants.

c) The F_3 offsprings confirm the observations made in the F_2 genaration. Although the F_3 generation of the hybrid (A × B) is composed of the early homogenous, the heterogeneous and the late homogeneous lines, but no segregation occurs in the cross (B × A).

d) The segregation ratio in F_2 and in most of the backcrosses progenies indicates that the transmission of the earliness character is monogenic.

From these results the existence of a major gene for earliness can be supposed, the expression of which appears to be under the control of the cytoplasm. The conclusion emphasizes the importance of the reciprocal crosses in the use of the mutants.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BHAT B. K., DHAWAN N. L., 1969. Effect of cytoplasm on quantitative character of maize. *Indian J. Genet. Plant. Breed.*, **29**, 3, 321-326.

COE E. H., 1966. The properties, origin, and mechanism of conversion type inheritance at the B locus in maize. *Genetics*, **53**, 1035-1063.

CORNU A., 1970. Sur l'obtention de mutations somatiques après traitements de graines de Pétunias. *Ann. Amélior. Plantes*, **20** 2, 189-214.

DULIEU H., 1967. Sur les différents types de mutations extranucléaires induites par le méthane sulfonate d'éthyle chez *Nicotiana tabacum* L. *Mut. Res.*, **4**, 177-189.

KINOSHITA T., TAKAHASHI M. E., 1969. *Induction of cytoplasmic male sterility by gamma ray irradiation in sugar beets. Jap. J. Breed.*, **19**, 6, 445-456.

RAPOPORT I. A., DEMSHENKO S. I., 1971. Sur les occurences de l'apparition des lignées mutantes ne ségrégeant pas en M_2 (R.). *Problèmes pratiques de la génétique en Agriculture.* Inst. Obshsh. Genet., Akad. Nauk. S. S. R., Moscou, 131-140.

ROBBELEN G., 1963. Extranuclear inheritance of induced plastid mutations in *Arabidopsis thaliana. Proc. 11th Intern. Congr. Genet. The Hague, The Netherlands, September 1963, Genetics Today*, 1, Pargamon, Oxford, 205.

TILNEY-BASSET R. A. E., 1963. Genetics and plastid physiology in *Pelargonium. Heredity*, **18**, 4, 485-504.

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (3), 221-233.

ÉTUDE D'UN NOUVEAU TYPE DE STÉRILITÉ MÂLE CHEZ L'OIGNON, *ALLIUM CEPA* L.

B. SCHWEISGUTH
avec la collaboration technique de B. BRUANT
Station d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, I. N. R. A.,
78000 Versailles

RÉSUMÉ

Un nouveau type de stérilité mâle cytoplasmique est étudié chez l'oignon. Il est déterminé par un cytoplasme symbolisé par T, différent du cytoplasme S classique, et trois gènes récessifs très fréquents chez la plupart des variétés.

INTRODUCTION

En 1965, BERNINGER signalait l'existence d'un nouveau type de plantes mâle-stériles chez l'oignon, dans la variété « Jaune paille des vertus ». Les descendances des croisements entre ces plantes stériles et des plantes hermaphrodites normales étaient très souvent 100 p. 100 stériles, quelques-unes montrant un pourcentage relativement faible de plantes fertiles. Il proposait d'appeler ce type « T ». Il proposait, entre autres hypothèses, l'existence d'un cytoplasme nouveau (BERNINGER, 1965).

On peut se poser quatre questions à propos d'un type de stérilité mâle de l'oignon, différent du type S décrit par JONES et CLARKE en 1943 :

1. Le déterminisme en est-il génique ou cytoplasmique et génique ? Dans notre cas y a t-il un cytoplasme « T » différent du cytoplasme normal N ?

2. S'il y a bien un cytoplasme différent de N, est-il différent du cytoplasme S du déterminisme classique de la stérilité mâle ? Ou n'y a t-il avec ce déterminisme qu'une différence génique ?

3. Si le cytoplasme « T » est bien différent de S, quel système génique détermine stérilité ou fertilité ?

4. Les différentes sources de stérilité mâle cytoplasmique utilisées en sélection sont-elles du type S, du type T, ou d'autres types?

Avant de tenter de répondre à chacune de ces questions nous donnerons un aperçu des caractères généraux de cette stérilité, à partir des nombreuses données non publiées, obtenues par BERNINGER.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. — *Le matériel végétal : caractères généraux de la stérilité mâle T*

Du point de vue phénotypique, cette stérilité n'est pas différente de la stérilité mâle classique. Elle ne s'en distingue que par la fréquence élevée de plantes fertiles qui « maintiennent » la stérilité, dans toutes les populations observées à Versailles, et par les faibles proportions de plantes fertiles dans les descendances en disjonction (10 à 15 p. 100 au maximum).

On observe aussi très souvent des cas douteux, où les plantes semblent d'abord stériles, puis se révèlent plus ou moins fertiles en fin de floraison. Le tableau 1 donne la répartition de plantes jugées mâle-stériles, douteuses ou fertiles après une observation à la loupe, selon leur production de graines en autofécondation. Le nombre de plantes jugées stériles produisant plus de 10 graines, et le nombre de plantes jugées fertiles produisant moins de 10 graines, montrent la difficulté de bien distinguer entre plantes fertiles et plantes stériles. Nous retrouvons ici, à un degré supérieur, les difficultés signalées par NIEUWHOF avec le système classique S (NIEUWHOF, 1970).

TABLEAU 1

Répartition selon leur production de graines, de plantes jugées, à la loupe, mâle-stériles, douteuses ou fertiles, et autofécondées

Type de plantes	Nombre de graines par ombelle				Total des plantes observées
	0	1 à 10	11 à 100	> 100	
Mâle-stériles	31	13	9	0	53
Douteuses	6	12	18	5	41
Fertiles	2	7	11	17	37

Le matériel végétal que nous avons utilisé entre 1968 et 1972, s'est révélé, en général, facile à observer : la distinction entre plantes stériles et plantes fertiles était assez nette. Quoiqu'il en soit, les plantes ont été observées en début et en fin de floraison. Les plantes d'abord notées stériles, qui sont devenues fertiles en fin de floraison ont été classées comme fertiles.

2. — *Techniques*

Les croisements plantes à plantes (stérile × fertile) ont été faits dans des petites cages d'isolement ou dans des sachets de papier. Nous avons aussi utilisé des hybrides produits dans des grandes cages d'isolement (3 × 6 m) entre des lignées mâle-stériles au premier, deuxième ou troisième rétrocroisement par la lignée mainteneuse de stérilité, et des lignées fertiles I_3 ou I_4; il y avait en général 5 plantes stériles pollinisées par 15 à 20 plantes fertiles.

Dans quelques cas nous avons fait des croisements entre plantes fertiles sans émasculation, dans des petites cages d'isolement. Les hybrides étaient séparés des autofécondations à l'observation des bulbes ou (et) des porte-graines.

Dans tous les isolements utilisés des mouches assuraient la pollinisation.

Des numéros, par exemple 315, indiquent des origines de cytoplasmes mâle-stérile : toutes les descendances ayant le même numéro « en préfixe » ont le même cytoplasme, par exemple 315 × Z 35-1-2 et 315 × SR 2-2-1.

II. — RÉSULTATS

Ils ont été regroupés pour répondre à chacune des quatre questions posées en introduction.

1. — *Y a t-il un cytoplasme « T » différent de N?*

Le fait que dès descendances nombreuses de plantes mâle-stériles, jusqu'à 50 plantes et plus, soient entièrement mâle-stériles suggère fortement l'existence d'une hérédité cytoplasmique.

Une lignée, SR 144, a été utilisée comme parent récurrent dans des rétrocroisements où le parent femelle de la F_1, le mâle-stérile 315, était du type T. Le premier et le deuxième rétrocroisements se sont montrés entièrement mâle-stériles (60 et 106 plantes observées).

La découverte de plantes fertiles dans certaines descendances de mâle-stériles « T » (cf. II-3/ page 225) a permis de faire des croisements réciproques entre plantes fertiles sur cytoplasme T supposé — Plantes T 14 *f* — et plantes Nms ms — lignée Rff 17-2-5. La floraison des plantes hybrides a été observée en 1972 (voir tabl. 2).

TABLEAU 2

Disjonctions stérile-fertile des croisements réciproques entre une plante fertile sur cytoplasme T et une plante Nmsms

Croisements	Disjonctions	
	Stérile	Fertile
T 14 *f* × Rff 17-2-5	7	4
Rff 17-2-5- × T 14 *f*	0	7

Malgré la faiblesse des effectifs observés dans un sens et dans l'autre, on peut affirmer que les disjonctions sont différentes.

L'ensemble de ces observations nous permet de conclure que la stérilité mâle de type « T » a une hérédité cytoplasmique.

2. — *Le cytoplasme T est-il différent de S ?*

Nous avons observé que la très grande majorité des plantes fertiles croisées avec les mâles-stériles « T » a donné des descendances 100 p. 100 stériles. Nous

avons observé, en particulier, que des lignées *MsMs*, donnaient des descendances 100 p. 100 stériles avec 315 (voir tabl. 3).

TABLEAU 3

Disjonctions stérile-fertile d'hybrides entre des mâle-stériles de types S ou T et des lignées fertiles MsMs

Nº des mâle-stériles	Type de stérilité	Origine variétale du cytoplasme	Lignée mâle (*MsMs*)	Disjonctions	
				Stérile	Fertile
588	S	« Stuttgarter Riesen »	Z 35-1-2	0	23
315	T	« Jaune paille des vertus »	—	54	0
589	S	« Stuttgarter Riesen »	SR 2-2-1	0	12
315	T	« Jaune paille des vertus »	—	60	0
586	S	« Stuttgarter Riesen »	Z 63-4	0	27
315	T	« Jaune paille des vertus »	—	39	0

Le gène *Ms* ne « restaure » pas la fertilité avec le cytoplasme T, alors qu'il le fait avec le cytoplasme S. Ceci est en faveur d'une différence entre les deux types de cytoplasme S et T.

On peut proposer une autre hypothèse pour interpréter ces résultats : deux gènes dominants complémentaires seraient nécessaires pour l'expression de la fertilité (*X* et *Ms*) ; 588, 589 et 586 seraient de génotype *XX ms ms* (avec le cytoplasme S), 315 serait *xx ms ms* (avec le cytoplasme S), les trois mâles seraient *xx MsMs* (donc avec le cytoplasme N).

Deux considérations infirment cette hypothèse :

a) les plantes *Nxx Ms Ms* seraient assez fréquentes dans notre matériel, donc le gène *x* devrait être assez fréquent et les plantes *S xx msms* aussi. Or, ces plantes du type de 315, sont rares : nous n'avons par exemple, jamais trouvé de telles plantes dans la variété « Stuttgarter Riesen », alors que nous avons trouvé de façon assez fréquente des plantes *N xx msms*.

b) Un mâle-stérile de type T (357, cf. II-4/p. 230) a été pollinisé par une lignée F_4, issue de l'hybride américain « Bronze Perfection », donc avec le cytoplasme S. Selon cette hypothèse nous aurions :

$$Sxx\ ms\ ms \times SXX\ Ms\ Ms \longrightarrow Sx\ X\ ms\ Ms$$

Stérile fertile fertile

Au lieu d'une descendance hybride fertile, nous avons observé 46 plantes stériles sur 46.

Nous avons, par ailleurs, fait des croisements réciproques entre plantes fertiles sur cytoplasme S, soit S *Ms ms* - 417 × S 103-2*f* et 417 × S 103-3*f* - et plantes fertiles

sur cytoplasme T - T 14 *f* et T 30 *f*. Les résultats de l'observation des hybrides sont donnés dans le tableau 4.

TABLEAU 4

Disjonctions stérile-fertile des croisements réciproques entre des plantes fertiles sur cytoplasme T et des plantes fertiles sur cytoplasme S

Croisements	Disjonctions	
	Stérile	Fertile
(417 × S 103-2-*f*) × T 14 *f*	0	37
T 14 *f* × (417 × S 103-2-*f*)	4	3
(417 × S 103-3-*f*) × T 30 *f*	0	5
T 30 *f* × (417 × S 103-3-*f*)	0	17

La première paire de croisements réciproques montre des disjonctions différentes. La deuxième paire ne permet pas de conclure.

L'ensemble de toutes ces observations nous conduit à penser qu'il existe bien deux types (au moins) de cytoplasme stérile, S et T.

3. — *Quel système génique détermine stérilité et fertilité avec le cytoplasme T*?

A priori le système génique de la stérilité mâle T est différent de celui de S, puisque *Ms* ne « restaure » pas la fertilité avec T.

Nous avons trouvé dans la population « Wolska » des plantes dont la descendance avec les mâle-stériles du type « T », 315 et 32-4, était en disjonction stérile-fertile ou entièrement fertile (voir tabl. 5).

TABLEAU 5

Disjonctions stérile-fertile dans des descendances de mâle stériles de type T, pollinisés par des plantes du cv. « Wolska »

Nº de mâle-stérile	Plantes mâles	Disjonctions	
		Stérile	Fertile
32-4	Wo 5-1	0	17
—	— -2	0	11
—	— -3	8	10
—	— -4	2	7
315	Wo 7-1	28	30
—	— -3	10	10

Un certain nombre de croisements ont été faits en 1969 pour tenter de comprendre le déterminisme génique de cette fertilité.

La figure 1 indique la généalogie des plantes utilisées dans ces croisements. Les descendances observées apparaissent dans le tableau 6 (partie gauche), avec leur généalogie (plantes parentes) et les disjonctions observées.

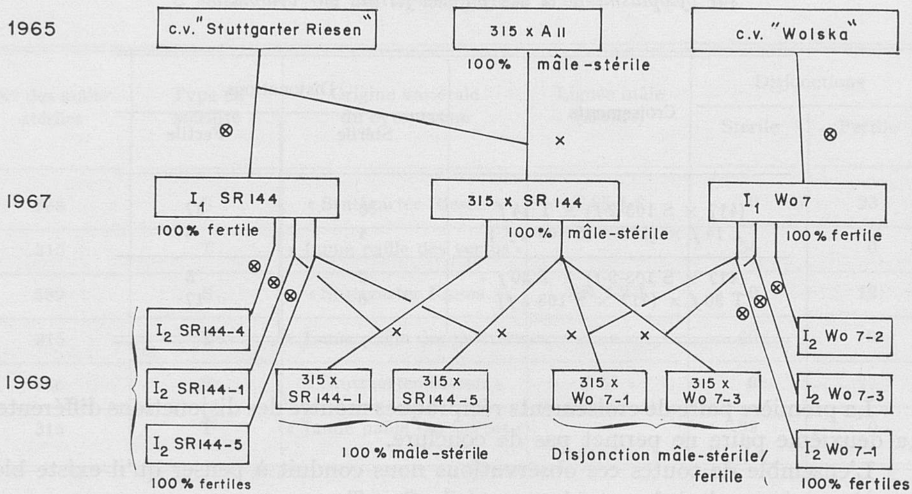


FIG. 1. — *Schéma indiquant la généalogie des plantes utilisées en 1969 dans les croisements faits pour déterminer le système génique de la stérilité mâle du type T*

⊗ : Autofécondation ;
× : croisement (mâle-stérile × fertile).

Ces croisements et autofécondations ont été faits avec l'hypothèse d'un gène dominant *A* « restaurant » la fertilité, *Taa* étant donc stérile.

L'observation du tableau 6 montre rapidement que cette hypothèse ne peut être retenue.

Une deuxième hypothèse a été formulée : deux gènes indépendants dominants *A* et *B* « restaurent » la fertilité, les plantes mâle-stériles sont soit *Taa*—, soit T—*bb*. Celle-ci permet d'expliquer un plus grand nombre de disjonctions. Mais certaines font appel à une hypothèse plus complexe : c'est le cas de T_3, T_4 et T_{22}, ou de T_{13} et T_{11}, T_{12}, T_{15} et T_{28}.

Nous proposons donc une troisième hypothèse faisant intervenir trois loci indépendants :

— *A*, allèle dominant « restaure » la fertilité ; *Taa* est stérile quels que soient les allèles aux deux autres loci.

— *B* et *C*, sont deux allèles dominants qui « restaurent » la fertilité avec *A* ; *b* et *c* sont complémentaires et déterminent la stérilité quels que soient les allèles au locus *a* : *T*—*bbcc* est donc un génotype stérile.

Nous avons vérifié que toutes les disjonctions étaient compatibles avec cette hypothèse, et qu'il n'y avait pas contradiction entre les génotypes proposés pour les descendances comportant des parents ou des grands-parents communs.

La partie droite du tableau 6 donne les génotypes des différentes plantes parentes,

TABLEAU 6

Résultats de croisements fait pour déterminer le système génique de la stérilité mâle de type T

Croisements	Nº descendances	Disjonctions observées		Génotypes possibles	Disjonctions théoriques		χ^2
		S	F		S	F	
(315 × W*o* 7-3) f_4 autofécondé	T 30	10	29	*T aA bB cC* *T AA bB cc*	19 1	45 3	0,306 0,009
(315 × W*o* 7-3) f_2 autofécondé	T 31	5	13	*T aA bB cC* (1) *T aA bB cc* (2)	19 7	45 9	0,314 1,866
(315 × W*o* 7-3) $s_2 \times f_2$	T 17	16	17	*T aa bB cc* × *T aA bB cC* (1) *T AA bb cc* × *T aA bB cc* (2)	9 1	7 1	0,808 0,030
(315 × W*o* 7-3) $s_3 \times f_2$	T 18	19	7	*T aa bb cc* × *T aA bB cC* *T aa bb cc* × *T aA bB cc*	5 3	3 1	1,241 0,397
(315 × W*o* 7-1) f_1 autofécondé	T 23	1	15	*T AA bB cc*	1	3	3,000
(315 × W*o* 7-1) f_{12} autofécondé	T 22	8	12	*T aA bB cC*	19	45	1,019
(315 × W*o* 7-1) f_2 autofécondé	T 24	6	21	*T aA bB cC* *T AA bB cc*	19 1	45 3	0,721 0,111
(315 × W*o* 7-1) f_5 autofécondé	T 27	10	17	*T aA bB cC* *T aA bB cc*	19 7	45 9	0,699 0,494
(315 × W*o* 7-1) f_{11} autofécondé	T 32	5	12	*T aA bB cC* *T AA bB cc*	19 1	45 3	0,001 0,177
(315 × W*o* 7-1) f_3 autofécondé	T 28	3	11	*T aA bB cC* *T aA bB cc*	19 7	45 9	0,457 2,834
(315 × W*o* 7-1) $s_{12} \times f_7$	T 16	26	11	*T aa bb cc* × *T aA bB cC* *T aa bb cc* × *T aA bB cc*	5 3	3 1	0,953 0,441
(315 × W*o* 7-1) $s_2 \times f_3$	T 15	15	16	*T aa bB cC* × *T aA bB cC* *T aa bB cC* × *T aA bB cc*	17 9	15 7	0,279 0,779

Les solutions (1) et (2) pour T 31 et T 17 s'excluent mutuellement. Pour un *d*ºl $\chi^2 = 3{,}841$, au niveau 0,05.
Les lettres *s* et *f* suivies d'un numéro, indiquent les plantes mâle-stériles et les plantes fertiles, respectivement.

TABLEAU 6 (*suite*)

Croisements	Nº descendances	Disjonctions observées		Génotypes possibles	Disjonctions théoriques		χ^2
		S	F		S	F	
(315 × *Wo* 7-1) s_{11} × SR 144-4	T 10	31	0	(*T AA bb cc* — *T aA bb cc* — *T aa bb cc* — *T aa bB cc* — *T aa bB cC*) × *N aa bb cc*	1	0	0
(315 × *Wo* 7-1) s_2 × *Wo* 7-2 (1)	T 11	1	15	*T aa bB cC* × *N AA bB cC*	1	15	0,000
(315 × *Wo* 7-1) s_2 × *Wo* 7-2 (2)	T 12	0	8	*T aa bB cC* × *N AA bB cC*	1	15	0,833
				T aa bB cC × (*N AA BB cC* — *N AA BB CC*)	0	1	0
(315 × *Wo* 7-1) s_2 × *Wo* 7-2 (4)	T 13	1	22	*T aa bB cC* × *N AA bB cC*	1	15	0,142
(315 × *Wo* 7-1) s_1 × *Wo* 7-2 (3)	T 14	28	16	*T aa bb cc* × *N AA bB cc*	1	1	3,273
(315 × SR 144-1) s_9 × *Wo* 7-2 f_2	T 7	17	21	(*T aa bb cc* — *T aA bb cc*) × *N AA bB cc*	1	1	0,421
(315 × SR 144-1) s_7 × (315 × *Wo* 7-1) f_1	T 5	10	11	*T aA bb cc* × *T AA bB cc*	1	1	0,048
(315 × SR 144-1) s_7 × (315 × *Wo* 7-1) f_{12}	T 4	13	21	*T aA bb cc* × *T aA bB cC*	7	9	0,420
(315 × SR 144-5) s_3 × *Wo* 7-2 f_1	T 8	2	21	(*T aa bb cc* — *T aA bb cc*) × N *AA bB cC*	1	3	3,261
(315 × SR 144-5) s_7 × *Wo* 7-2 f_3	T 9	0	23	(T *aa bb cc* — *T aA bb cc*) × (*N AA BB CC* — *N AA BB cC* — *N AA BB cc*)	0	1	0
(315 × SR 144-5) s_2 × (315 × *Wo* 7-1) f_1	T 6	15	17	*T aA bb cc* × *T AA bB cc*	1	1	0,125
(315 × SR 144-5) s_2 × (315 × *Wo* 7-1) f_{12}	T 3	10	21	*T aA bb cc* × *T aA bB cC*	7	9	1,664

les disjonctions attendues et la valeur du χ^2 de conformité de celles-ci avec les disjonctions observées. Dans plusieurs cas différentes solutions sont possibles.

Nous pouvons ainsi donner les génotypes des parents et grands-parents des plantes observées en 1971.

1965

cv « Stuttgarter Riesen », plante 144....	*N aa bb cc*
cv « Wolska, plante 7	*N aA bB cC*
315 × A 11	*T aA bb cc*

1967

SR 144, plantes 1, 4 et 5	*N aa bb cc*
Wo 7, plante 1	*N aA bB cc*
Wo 7, plante 2	*N AA bB cC*
Wo 7, plante 3	*N aA bB cC ou N aA bB cc*
315 × SR 144, plantes 1 et 5	*T aA bb cc*

Il nous a paru très probable que la majorité des plantes — hors de la population « Wolska » — sont *N aa bb cc*, en effet T_{10} et trois hybrides entre des plantes stériles de (315 × Wo 7-1) et trois lignées consanguines (issues des cv « Stuttgarter Riesen », « Auxonne » et « Strigunowskij ») sont 100 p. 100 mâle-stériles. Nous avons donc posé que SR 144 était *N aa bb cc*.

Il faut remarquer que cette fréquence très élevée des allèles *a*, *b* et *c*, est ce qui a fait distinguer au départ, le nouveau type de stérilité du type classique.

Remarque : Nous avons admis que la plante Wo 7 avait le cytoplasme normal N, mais nous n'avons pas de preuve qu'elle n'ait le cytoplasme S. Nous savons seulement qu'elle n'a pas de cytoplasme T. Par contre la plante SR 144 a bien le cytoplasme N, puisque nous savons par ailleurs, qu'elle « maintient » la stérilité du type S.

4 — *Les différentes sources de stérilité mâle cytoplasmique utilisées en sélection sont-elles du type S, du type T ou d'autres types?*

Nous avons voulu vérifier si toutes les lignées mainteneuses de stérilité utilisées en sélection, à Versailles, se comportaient de la même manière vis-à-vis d'un mâle-stérile unique, pris comme référence.

Nous avons utilisé pour cela une descendance mâle-stérile notée US 6 portant le cytoplasme de l'hybride américain B 2264 × 16-3-10-2 [1].

Toutes les lignées engagées dans cette série de croisements avec US 6, s'étaient montrées « mainteneuses » de stérilité avec le mâle-stérile utilisé en sélection après le premier croisement ou, un ou deux rétrocroisements.

Les résultats apparaissent dans le tableau 7.

Il ressort de ce tableau que neuf sur onze des lignées « maintiennent » la stérilité avec US 6, et donc sont *Nmsms*. Les mâle-stériles utilisés avec ces neuf lignées — 327, 341, 358, 586, 588 et 589 —, ne sont pas nécessairement, bien que

[1] Toutes les lignées mâle-stériles sélectionnées aux États-Unis ont pour origine la plante mâle-stérile « Italian Red » 13-53.

probablement, du type S. Par contre les lignées *Wo* 1-4 et R_6 1-2-2 ne « maintiennent » pas la stérilité avec US 6, elles ont donc les génotypes *MsMs* ou *Msms*, — la disjonction observée avec R_6 1-2-2 peut provenir d'une pollinisation par un mélange de plantes fertiles *msms* et *Msms* —. Les mâle-stériles correspondants, 422 et 361, ne sont pas du type S.

TABLEAU 7

Observation des disjonctions stérile-fertile des descendances du mâle-stérile US 6 pollinisé par des lignées « mainteneuses » de stérilité avec les mâle-stériles de la première colonne

Nº de mâle-stérile	Origine variétale du cytoplasme	Lignée mâle	Disjonctions du croisement avec US 6	
			Stérile	Fertile
327	« Auxonne »	A 17-1-4	9	0
—	—	A 162-3	15	0
341	« Rovigo »	Z 100-2	35	0
358	« Strigunowskij » (R_6)	R_6 4-3-2	59	0
361	—	R_6 1-2-2	22	8
422	« Wolska »	*Wo* 1-4	0	48
586	« Stuttgarter Riesen »	SR 172-3	58	0
588		SR 258-7	71	0
589	—	SR 51-1	46	0
—	—	SR 2-1-5	47	0
—	—	SR 27-5-4	44	0

Par ailleurs, nous avons observé des descendances hybrides dont les parents mâles avaient un génotype *MsMs* (voir tabl. 8).

TABLEAU 8

Observation des disjonctions stérile-fertile d'hybrides dont les parents mâles étaient des lignées MsMs

Nº de mâle-stérile	Origine variétale du cytoplasme	Lignée mâle	Disjonctions	
			Stérile	Fertile
364	« Strigunowskij »	Z 35-1-2 *	54	0
422	« Wolska »	SR 2-2-1 *	71	0
357	« Strigunowskij »	Z 2-5-2	54	0
72-3	« Auxonne » (S)	—	0	45

* Lignées *MsMs* : voir tableau 2.

On constate que les mâle-stériles 364, 422 et 357 se comportent comme le mâle-stérile 315 du type T (cf. II, 2 p. 224), leurs hybrides étant 100 p. 100 stériles.

Les mâle-stériles de notre collection peuvent donc être séparés de deux manières différentes :

a) Ceux qui ne se comportent pas comme US 6 (descendance stérile) quand ils sont pollinisés par des plantes *MsMs*, et les autres dont on ne peut rien conclure.

b) Ceux qui se comportent comme 315 (descendance stérile), et ceux qui ne se comportent pas comme 315 (descendance fertile), quand ils sont pollinisés par des plantes *MsMs*.

Le tableau 9 résume la situation des mâle-stériles que nous avons étudiés.

TABLEAU 9

Comportement de quelques mâle-stériles comparé à celui de US 6 ou de 315, quand ils sont pollinisés par des plantes MsMs

Comportement différent de celui de US 6 (Non S)	Comportement identique à celui de US 6
361 422	
Comportement identique à celui de 315	Comportement différent de celui de 315 (Non T)
357 364 422	586 588 589 72-3

D'autre part plusieurs mâle-stériles ont pu être comparés à 357, dans une série de croisements par des pollinisateurs *MsMs*. Ce sont 417 « Sélestat », 78-1 « Auxonne », 477 « Rose de Roscoff » et une plante mâle-stérile de l'hybride « Granada », qui se comportent tous différemment de 357.

Ces résultats ne nous permettent pas de décider s'il y a d'autres types cytoplasmiques que N, S ou T. Jusqu'à preuve du contraire nous dirons donc qu'un mâle-stérile cytoplasmique est soit S (ou non T), soit T (ou non S).

III. — DISCUSSION

Les résultats qui ont été partiellement discutés précédemment montrent bien l'existence de deux types de stérilité mâle cytoplasmique chez l'oignon. En fait, une manière de caractériser le nouveau type « T » a consisté à comparer son comportement en croisement avec celui de mâle-stériles considérés de type S (tabl. 3). En fait ces mâle-stériles ont effectivement permis de révéler des lignées mainteneuses de stérilité, dont nous avons contrôlé le type cytoplasmique (non-S) et le génotype *msms* en les croisant avec un mâle-stérile pris comme référence (US 6) (tabl. 7).

Les croisements réciproques (cf. II, 1 et 2) confirment la distinction d'un cytoplasme T. Mais il faut remarquer à ce propos, que le cytoplasme stérile 417, utilisé dans ces croisements, a dû être supposé de type S. Nous avons vu plus loin (cf. II, 4) que 417 se comportait différemment de 357, qui lui se comporte comme 315. Ces deux observations sont concordantes.

Dans la mesure où nous admettons qu'il n'y a que deux types de cytoplasmes stériles chez l'oignon, nous pouvons conclure sans ambiguïté sur le type de cytoplasme de chacun de nos mâle-stériles en collection quand nous avons observé sa descendance avec une lignée *MsMs*.

La stérilité mâle T, découverte dans « Jaune paille des vertus », a donc été trouvée dans deux variétés de l'Europe orientale « Wolska » et « Strigunowskij ». Berninger l'a aussi signalé dans la variété française « Sélestat » (donnée non publiée).

CONCLUSION

Il existe chez l'oignon un système de stérilité mâle cytoplasmique différent du système « S » classique. Il est déterminé par un cytoplasme symbolisé par T, et trois gènes récessifs *a*, *b* et *c*. *a* est indépendant de *b* et *c*, et tout génotype *aa*---- est mâle-stérile avec le cytoplasme T. *b* et *c* sont complémentaires, et tout génotype --*bbcc* est mâle-stérile avec le cytoplasme T.

La majorité des populations « maintient » la stérilité des mâle-stériles « T ». Les trois gènes de stérilité sont donc fréquents.

Ce type de stérilité mâle est utilisé dans nos sélections pour convertir en lignées femelles, certaines de nos meilleures lignées *MsMs*.

Reçu pour publication en octobre 1973.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier M. Berninger pour les données originales qu'il nous a fournies et pour les critiques apportées au manuscrit.

SUMMARY

A NEW TYPE OF MALE-STERILITY IN ONION, *ALLIUM CEPA* L.

A new type of male-sterility, discovered by Berninger in the cv. « Jaune paille des vertus », is studied. It is cytoplasmically controlled, the new cytoplasm (T) being different from the now classical S cytoplasm. Restorer genes from the cv. « Wolska » made possible to study the inheritance of this sterility. It is controlled by three recessive genes *a*, *b* and *c* :

— *a* is independant from *b* and *c* ; all *aa* plants with the T cytoplasm are sterile.

— *b* and *c* are complementary ; all *bbcc* plants with the T cytoplasm are sterile.

Those three genes are very frequent in the populations. Two varieties in our collection possess the T cytoplasm, « Wolska » and « Strigunowskij ».

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BERNINGER E., 1965. Contribution à l'étude de la stérilité mâle de l'oignon (*Allium cepa* L.). *Ann. Amélior. Plantes*, **15**, 2, 183-199.

JONES H. A., CLARKE A. E., 1943. Inheritance of male sterility on onion and the production of hybrid seed. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **43**, 189-194. (in JONES H. A. and L. K. : MANN, 1963. *Onions and their allies, botony, cultivation and utilisation*. p. 75. Leonard Hill (Books) Ltd. London).

NIEUWHOF M., 1970. Sexpression in onions (*Allium cepa L.*) « La stérilité mâle chez les plantes horticoles .» *Réunion Eucarpia, Versailles, 9-12juin 1970, C. N. R. A.-S. E. I.*, p. 47-61.

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (3), 235-243.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES RELATIONS EXISTANT ENTRE CERTAINS CARACTÈRES A DÉTERMINISME GÉNÉTIQUE SIMPLE CHEZ LE PÊCHER ET LA SENSIBILITÉ A L'OÏDIUM, *SPHAEROTHECA PANNOSA* (WALLR) LEV. DES CULTIVARS DE CETTE ESPÈCE

R. SAUNIER

Station d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches de Bordeaux, I. N. R. A.,
Domaine de la Grande-Ferrade, Villenave-d'Ornon,
33140 Pont-de-la-Maye

RÉSUMÉ

La sensibilité du Pêcher (*Prunus persica*) à l'agent de l'Oïdium (*Sphaerotheca pannosa* WALLR., LEV.) a été observée dans des collections d'étude au cours de trois années. Neuf cent quarante-neuf cultivars ont été notés selon une échelle de 0 (pas de symptôme) à 5 (sensibilité maximale).

L'analyse des résultats montre que les Pavies (pêches à noyau adhérent) et les Nectarines (pêches à peau lisse) sont dans leur ensemble plus sensibles à l'Oïdium que les autres variétés de Pêcher. Il ressort également que les types à nectaires circulaires paraissent plus fréquemment sensibles que les types à nectaires réniformes.

Les principales variétés sont classées selon leur degré de sensibilité en trois classes : sensibles, moyennement sensibles et peu sensibles.

INTRODUCTION

L'Oïdium du Pêcher (*Sphaerotheca pannosa*) (VIENNOT-BOURGIN G., 1967) est une maladie bénigne pour les vergers et pépinières de Pêcher du Sud-Ouest en raison des facteurs climatiques peu favorables. Il n'en est malheureusement pas de même dans les régions méridionales du Sud-Est méditerranéen où les conditions de milieu favorisent son développement.

La Station de Recherches d'Arboriculture fruitière du Centre de Recherches de Bordeaux de l'I. N. R. A. à Pont-de-la-Maye, étudie systématiquement dans des

collections variétales étendues les cultivars ou clones de Pêcher d'origines les plus diverses afin d'effectuer une pré-sélection des types susceptibles de présenter un intérêt, soit pour la culture commerciale, soit en tant que géniteur.

Les caractères morphologiques sont observés et notés d'une manière aussi précise que possible.

La notation de la sensibilité des cultivars à l'Oïdium est réalisée les années où cette maladie se développe suffisamment pour permettre une notation.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

C'est à partir de trois collections variétales successivement mises en place dans le même milieu en 1961, 1962 et 1967 que les observations concernant l'Oïdium du Pêcher ont été réalisées. Celles-ci ont eu lieu respectivement en 1965 (sur des sujets de 5e feuille), en 1967 (sur des sujets de 6e feuille) et en 1969 (sur des sujets de 3e feuille).

Les observations ont porté au total sur 949 cultivars. Elles ont été réalisées en attribuant à chaque cultivar une note moyenne de 0 à 5 en fonction de l'intensité de l'attaque de la maladie sur les jeunes feuilles et les parties herbacées de l'extrémité des pousses (0, pas de symptôme, 5 très forte attaque).

Les dégâts ont été observés en moyenne sur trois à quatre arbres par cultivar, ceux-ci étant tous greffés sur semis de pêcher *INRA GF 305*.

Les dates d'observation se situent pour chacune des trois années d'observation à la fin du mois de juillet, époque qui nous a paru la plus favorable pour l'enregistrement des dégâts.

Précisons qu'aucun traitement antiparasitaire n'est appliqué contre l'Oïdium du Pêcher dans nos collections d'études, ce qui permet une notation particulièrement objective les années où cette maladie se manifeste avec un degré de virulence maximum pour le Sud-Ouest.

Les observations réalisées dans de nombreux vergers expérimentaux de pêchers avaient semblé montrer une sensibilité supérieure des types à peau lisse (Nectarine) et à noyau adhérent à la chair (Pavie).

Cette question a fait l'objet d'une étude plus précise en vue de confirmer ou d'infirmer cette hypothèse ; l'importance du rôle du type de nectaires sur la sensibilité à l'Oïdium a également été analysée. Il existe à la base du limbe sur le pétiole de nombreux cultivars de Pêcher, des nectaires communément appelés « glandes » dont le rôle physiologique n'est pas parfaitement défini ; ces nectaires sont complètement absents chez un certain nombre de cultivars. La présence et la forme de ces nectaires sont déterminées génétiquement selon le modèle monofactoriel avec dominance incomplète de l'un des allèles sur l'autre.

Les cultivars de Pêcher se répartissent ainsi en ce qui concerne ce caractère de nectaires (Connors Ch., 1925 et Monet R., 1965) entre les trois phénotypes suivants :

- — absence de nectaires (homozygote récessif *e/e* ;
- — nectaires réniformes (homozygote dominant E/E) ;
- — nectaires circulaires (hétérozygote E/*e*).

Le χ^2 d'indépendance (Snedecor, 1971, p. 23) a été calculé par la formule :

$$\chi^2 = \sum (f - F)^2/F$$

où f est la fréquence observée dans une cellule de la table de contingence
et F est la fréquence théorique calculée à partir des totaux marginaux

$$F = fi \cdot fj/f..$$

avec (L — 1) (C — 1) degrés de liberté.

RÉSULTATS

Les tableaux 1, 2 et 3 indiquent la fréquence et la répartition des notes attribuées en fonction du type de fruits et du type de nectaires au cours des trois années d'observations.

TABLEAU I

Répartition du nombre total des cultivars étudiés en 1965 en fonction de la note moyenne de sensibilité à l'Oïdium attribuée à chacun d'entre eux

Cultivars classés d'après le		Nombre de cultivars ayant reçu la note moyenne de sensibilité à l'Oïdium de						Total par type
Type de fruits	Type de nectaires	0	1	2	3	4	5	
Nectarines	Réniformes	1	8	11	15	8	1	44
	Circulaires	0	1	0	1	0	0	2
	Total	1	9	11	16	8	1	46
Pavies	Réniformes	0	5	5	9	4	0	23
	Circulaires	0	4	7	16	0	1	28
	Total	0	9	12	25	4	1	51
Pêches proprement dites	Réniformes	23	56	49	39	5	0	172
	Circulaires	3	19	30	19	4	0	75
	Total	26	75	79	58	9	0	247
	Total réniformes ...	24 (10,0 %)	69 (28,8 %)	65 (27,1 %)	63 (26,3 %)	17 (7,1 %)	1 (0,4 %)	239
	Total circulaires....	3 (2,8 %)	24 (22,8 %)	37 (35,2 %)	36 (34,2 %)	4 (3,8 %)	1 (0,9 %)	105
				Total général.........................				344

TABLEAU 2

Répartition du nombre total des cultivars étudiés en 1967 en fonction de la note moyenne de sensibilité à l'Oïdium attribuée à chacun d'entre eux

Cultivars classés d'après le		Nombre de cultivars ayant reçu la note moyenne de sensibilité à l'Oïdium de						Total par type
Type de fruits	Type de nectaires	0	1	2	3	4	5	
Nectarines	Réniformes	0	4	11	21	5	1	42
	Circulaires	0	0	2	0	0	0	2
	Total	0	4	13	21	5	1	44
Pavies	Réniformes	0	1	11	4	2	2	20
	Circulaires	0	8	5	7	3	2	25
	Total	0	9	16	11	5	4	45
Pêches proprement dites	Réniformes	14	48	57	24	9	2	154
	Circulaires	3	28	19	13	3	1	67
	Total	17	76	76	37	12	3	221
	Total réniformes ...	14 (6,5 %)	53 (24,5 %)	79 (36,6 %)	49 (22,7 %)	16 (7,4 %)	5 (2,3 %)	216
	Total circulaires....	3 (3,2 %)	36 (38,3 %)	26 (27,6 %)	20 (21,3 %)	6 (6,4 %)	3 (3,2 %)	94
					Total général			310

TABLEAU 3

Répartition du nombre total des cultivars étudiés en 1969 en fonction de la note moyenne de sensibilité à l'Oïdium attribuée à chacun d'entre eux

Cultivars classés d'après le		Nombre de cultivars ayant reçu la note moyenne de sensibilité à l'Oïdium de						Total par type
Type de fruits	Type de nectaires	0	1	2	3	4	5	
Nectarines	Réniformes	12	25	18	5	3	1	64
	Circulaires	1	2	7	3	0	0	13
	Total	13	27	25	8	3	1	77
Pavies	Réniformes	7	13	11	6	0	0	37
	Circulaires	2	9	5	7	3	0	26
	Total	9	22	16	13	3	0	63
Pêches proprement dites	Réniformes	36	55	24	7	1	0	123
	Circulaires	11	8	10	2	1	0	32
	Total	47	63	34	9	2	0	155
	Total réniformes	55 (24,5 %)	93 (41,5 %)	53 (23,6 %)	18 (8,0 %)	4 (1,8 %)	1 (0,4 %)	224
	Total circulaires	14 (19,7 %)	19 (26,7 %)	22 (30,9 %)	12 (16,9 %)	4 (5,6 %)	0	71
					Total général			295

Il faut préciser que les cultivars témoins présents dans chaque collection ont toujours obtenu la même note moyenne. Il s'agissait des pêches « Springtime », « Robin », « Dixired », « Fairhaven » et « J. H. Hale » ; des Nectarines « Nectared 4 », « Nectared 6 » et des Pavies « Vesuvio » et « Shasta ».

A. — *Sensibilité en fonction du type de fruits*

1. *Comparaison Nectarines — Pêches proprement dites.*

Le calcul d'un χ^2 d'homogénéité en fonction des notes de sensibilité pour les Nectarines et les Pêches conduit à des différences hautement significatives pour les trois années montrant ainsi la plus grande fréquence de sensibilité du type Nectarine.

χ^2 calculé : 27,67 significatif au seuil 1 p. 10 000 ;
χ^2 0,000 1 : 20,51 pour 5 ddl.

2. *Comparaison Pavies — Pêches proprement dites.*

Comme pour l'étude précédente, le calcul d'un χ^2 d'homogénéité en fonction des notes de sensibilité pour les Pavies et les Pêches conduit à des différences hautement significatives pour les trois années montrant ainsi la plus grande fréquence de sensibilité du type Pavie.

χ^2 calculé : 30,20 significatif au seuil 1 p. 10 000 ;
χ^2 0,000 1 : 20,51 pour 5 ddl.

Il nous restait donc à préciser s'il existait un degré de sensibilité différent entre Nectarines et Pavies.

3. *Comparaison Nectarines — Pavies.*

Le calcul d'un χ^2 d'homogénéité en fonction des notes de sensibilité pour les Nectarines et les Pavies conduit à des différences non significatives pour les trois années. On peut donc conclure qu'il n'existe aucune différence significative de fréquence de sensibilité entre les Nectarines et les Pavies

χ^2 calculé : 1,41 non significatif ;
χ^2 0,05 : 11,07 pour 5 ddl.

B. — *Sensibilité en fonction du type de nectaires*

Pour étudier les différences de sensibilité à l'Oïdium entre les deux types de cultivars à nectaires circulaires et à nectaires réniformes, les observations de trois années ont été analysées ; cette analyse est résumée dans les tableaux relatifs aux années 1965, 1967, 1969.

L'étude de l'influence du type de nectaires sur la sensibilité à l'Oïdium a été réalisée uniquement en comparant à cet égard, cultivars à nectaires circulaires et cultivars à nectaires réniformes. En effet, la très grande sensibilité à l'Oïdium des cultivars dépourvus de nectaires a été démontrée depuis très longtemps ; elle interdit pratiquement la culture de ce type de cultivars sous les climats dont les caractéristiques sont favorables au développement de l'Oïdium. C'est ainsi qu'en France

aucun cultivar dépourvu de nectaires n'est utilisé commercialement. Le seul cultivar de ce type connaissant aux États-Unis une extension appréciable est la Pavie *Paloro*, plantée exclusivement dans la vallée centrale de Californie dont le climat interdit pratiquement le développement de l'Oïdium.

L'analyse globale pour les années 1965, 1967 et 1969 des 679 cultivars à glandes réniformes et des 270 cultivars à glandes circulaires observés conduit à une valeur de χ^2 non significative.

$$\chi^2 = 10{,}97 \text{ non significatif ;}$$
$$\chi^2\ 0{,}05 = 11{,}07 \text{ pour 5 ddl.}$$

C. — *Sensibilité en fonction du type de fleurs et de la couleur de la chair*

Ces deux caractères ajoutés aux précédents forment la série des cinq caractères classiques de type monofactoriel utilisés pour la classification des pêchers.

Il s'agit de comparer d'une part les cultivars à fleur rosacée (grande fleur) aux cultivars à fleur campanulée (petite fleur) et d'autre part les cultivars à chair jaune aux cultivars à chair blanche.

L'analyse globale concernant le type de fleur donne une valeur de χ^2 non significative ($\chi^2 = 3{,}43$; $\chi^2\ 0{,}05 = 11{,}07$ pour 5 ddl).

Il en est de même pour le type de chair ou la valeur calculée de χ^2 est également non significative ($\chi^2 = 2{,}41$; $\chi^2\ 0{,}05 = 11{,}07$ pour 5 ddl).

DISCUSSION

Application à la sélection

L'observation de la fréquence du type de sensibilité dans notre collection ne permet pas de conclure à une association génétique entre les caractères à déterminisme monofactoriel et la sensibilité à l'Oïdium.

Néanmoins les résultats qui viennent d'être présentés montrent que les types Nectarines et Pavies manifestent une tendance de sensibilité à l'Oïdium du Pêcher significativement supérieure aux pêches proprement dites.

Par ailleurs, bien que l'analyse des résultats ne soit pas significative, les types à nectaires circulaires sont plus fréquemment associés à une plus grande sensibilité par rapport aux types à nectaires réniformes.

Si ce travail apporte des précisions utiles sur les relations : sensibilité à l'Oïdium — caractères à déterminisme monofactoriel grâce au nombre important de cultivars observés, il est encore très incomplet. Des études actuellement en cours réalisées par MONET devraient permettre une meilleure connaissance de l'hérédité du caractère résistance à l'Oïdium et de son mode de transmission.

Sensibilité de quelques cultivars

Même si la méthode de notation peut être discutée du fait de son caractère subjectif, elle aboutit cependant à l'établissement d'un classement des cultivars

en fonction de leur sensibilité à l'Oïdium qui reste très stable dans le temps, comme l'ont montré les notations réalisées au cours de plusieurs années.

1. *Très sensibles et sensibles* (notes 4 et 5).

Pavies : « Gaume » (R) *, « Jeronimo » (C) *, « Paloro » (A) *, « Starn » (R).

Nectarines : « Morton » (R), « Nectared 2 » (R), « Nectared 7 » (R), « Redchief » (R), « Silver Lode » (R).

Pêches : « Marcus » (C), « Tejon » (A).

2. *Moyennement sensibles* (notes 2 et 3).

Pavies : « Babygold 5 » (R), « Babygold 6 » (R), « Babygold 7 » (R), « Babygold 8 » (R), « Babygold 9 » (R) ; « Dixon » (C), « Everts » (R), « Fortuna » (R), « Shasta » (C), « Sudanell » (C), « Suncling » (R), « Vesuvio » (C).

Nectarines : « Armred » (R), « Earliblaze » (C), « Early Sungrand » (R), « Fuzalode » (R), « Gold Mine » (R), « Independence » (R), « Nectared 4 » (R), « Nectared 5 » (R), « Nectared 6 » (R), « Nectared 8 » (R), « Nectared 9 » (R), « Nectarose » (R), « John Rivers » (R), « Sungrand » (C).

Pêches : « Blake » (R), « Collins » (R), « Earligold » (R), « Mme Girerd » (C), « Jerseyland » (R), « Ch. Ingouf » (C), « Michelini » (R), « Ribet » (C), « Triogem » (R), « Springtime » (C), « Southland » (C), « Sunhaven » (C).

3. *Peu sensibles* (notes 0 et 1).

Pêches : « Amsden » (C), « Cardinal » (C), « Coronet » (R), « Cresthaven » (R), « Dixired » (C), « Earliglo » (R), « Earlired » (C), « Fairhaven » (C), « Favorita Morettini (1 2 et 3) » (R), « Gernet Beauty » (R), « Genadix 4 » (C), « Génard » (R), « Glohaven » (R), « J. H. Hale » (R), « Loring » (C), « Précoce de Hâle » (C), « Robin » (C), « Redcap » (C), « Redhaven » (R), « Solo » (R).

CONCLUSION

Cette étude, qui visait primitivement à connaître le degré de sensibilité des cultivars rassemblés en collection, nous a également permis de mettre en évidence la plus grande fréquence de sensibilité à l'Oïdium du Pêcher des types de fruits à épiderme lisse (Nectarines) et à épiderme duveteux et noyau adhérent (Pavies).

Cette étude nous renseigne sur la sensibilité des cultivars ; de ce fait, elle répond à la fois à l'arboriculteur (sensibilité des cultivars commerciaux) et au généticien (choix de géniteurs pouvant être utilisés).

Reçu pour publication en août 1973.

* C : Circulaires ; R ; Réniformes ; A : Absence.

SUMMARY

CONTRIBUTION TO THE STUDY OF RELATIONSHIPS BETWEEN CERTAIN CHARACTERISTICS OF SIMPLE GENETIC DETERMINATION IN THE PEACH TREE AND SUSCEPTIBILITY OF PEACH CULTIVARS TO OIDIUM, *SPHAEROTHECA PANNOSA* (WALLR.) LEV.

Susceptibility of the Peach-tree (*Prunus persica*) to the agent of Oidium, *Sphaerotheca pannosa* (WALLR.) LEV. was observed in research collections over a three-year period. Nine hundred and forty nine cultivars were marked 0 to 5 (0 = no symptoms ; 5 = maximum susceptibility).

Analysis of results showed that Cling-stone peaches and Nectarines (smooth-skinned peaches) are, in the aggregate, more susceptible to Oidium than other varieties of Peach. Also, it appears that the types with globose glands are more frequently susceptible than types with reniform glands.

The main varieties are classified, according to their degree of susceptibility, into three categories : — susceptible, moderately susceptible and low susceptible.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CONNORS Ch., 1925. Peach breeding. Technical phase. *N. J. Agric. Exp. Sta. Ann. Rep.*, n° 46, 88-91.

MONET R., 1965. Caractères à déterminisme génétique simple chez *Prunus persica* (STOKE). *Ann. Amélior. Plantes*, **15** (1), 99-106.

SNEDECOR G. W., COCHRAN W. G., 1971. Méthode statistique, trad. 6e éd., Acta, Paris, 635 p.

VIENNOT BOURGIN G., 1967. Les champignons parasites des arbres fruitiers à noyaux. *Atlas des maladies des plantes cultivées.*

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (3), 245-257.

CARACTÉRISTIQUES AGROÉCOLOGIQUES DU TYPE VARIÉTAL « HAURANI » DE *TRITICUM DURUM* DESF. ET LES POSSIBILITÉS DE SON AMÉLIORATION

H. KAYYAL

École nationale supérieure agronomique,
145, Avenue de Muret,
31300 Toulouse

RÉSUMÉ

Le blé dur « Haurani », le plus largement cultivé en Syrie, a été étudié dans la région de Toulouse pour préciser ses caractéristiques variétales et définir les voies de son amélioration génétique. De type printemps de jours courts, demi-précoce et très résistant à la sécheresse, « Haurani » présente plusieurs points faibles : sensibilité aux maladies, grains petits et sensibles au mitadinage. Par contre la fertilité élevée de ses épillets constitue un caractère génétique intéressant. Sa taille assez courte, liée à une bonne résistance à la verse, lui permet, par ailleurs, de réagir favorablement aux doses élevées de fumure azotée en semis dense.

L'amélioration de « Haurani » devra comprendre d'abord sa purification par voie généalogique (ce qui a été commencé) et l'introduction des facteurs de rendement qui lui manquent. De nombreuses transgressions, de niveau élevé, ont été observées en F_1 dans plusieurs croisements faits avec ce blé. Ceci, joint à un taux de fécondation croisé probablement important, permet de songer à « Haurani » également pour un programme d'hybridation industrielle.

I. — INTRODUCTION

La culture du blé dur en Syrie, surnommée autrefois « le grenier de Rome », remonte à la plus haute antiquité. La nature alluvionnaire des sols de ce pays convient particulièrement bien à la production céréalière : son climat chaud et aride, par ailleurs, avec une pluviométrie très irrégulièrement répartie dans l'année et pratiquement nulle après le mois d'avril, est bien adapté à certains génotypes de blé dur, espèce dont le Moyen-Orient est d'ailleurs le centre d'origine (VAVILOV, 1951). Environ 1 million d'ha sont consacrés annuellement à cette culture en Syrie, avec une mécanisation très perfectionnée. La consommation locale se fait sous

forme de pain et de galette. Mais la grande majorité est de nos jours exportée, notamment vers les pays de l'Est et vers la France.

Outre un grand nombre de formes locales, les cultivars les plus largement utilisés sont : « Haurani », ou « Blé du Hauran » (vaste plateau au sud de Damas), population génétiquement très adaptée aux conditions de milieu et de culture, bien typée et assez productive, « Hamari », blé roux, plus homogène, surtout cultivé dans les plaines irriguées du nord du pays, « Senatore Capelli », variété importée d'Italie depuis de longues années et très répandue dans les sols frais. Des études agrophysiologiques et génétiques ont été tentées à plusieurs reprises sur la variété « Haurani », la plus cultivée dans toute la zone semi-aride de culture de blé.

De 1954 à 1956, la station de l'I. F. C. T. à Deir-el-Hajjar, près de Damas, a entrepris l'étude comparative des principales populations locales et des techniques culturales qui leur conviennent le mieux (Rapport Ecochard, 1956). A la même époque, Auriau et Lignon (1957) ont classé ces populations selon leurs caractères agrophysiologiques dans les conditions de la station de Tell-Amara au Liban. Dans cette station, Ballot (1962) a étudié la résistance de « Haurani » à l'échaudage et Milhet (1971) sa résistance au mitadinage.

En Roumanie, Dracea *et al.* (1966) ont testé des blés Syriens et en ont utilisé certains comme géniteurs pour leur taille et leurs aptitudes phénologiques. Grignac, (1965) en ayant étudié quelques échantillons à Montpellier, maintient pour les blés syriens le groupe distinct fait dans la classification de Jacubziner :

T. durum, var. *leucurum* (Körn) : épi blanc, barbes blanches, grains blancs.

Ssp. *syriacum* : épi court, épillet fertile, petit grain, rythme printemps précoce.

Proles Horanicum : épi compact à grains arrondis.

Ce même auteur (1971), analysant les qualités technologiques, a observé une sensibilité de « Haurani » au mitadinage. « G.S. Murty » (1963-67) dans le programme syrien d'expérimentation sur céréales, élaboré par le Ministère de l'Agriculture, a noté la bonne adaptation des blés durs syriens aux conditions climatiques locales en comparaison avec une série de variétés introduites par la F. A. O. ; dans ces essais, « Haurani » s'est toujours classé en tête pour la productivité dans les régions non-irriguées à pluviosité moyenne (3 à 400 mm/an).

Les différents travaux ont montré par ailleurs que, malgré des caractères adaptatifs très favorables, les variétés de blé dur commercialisées en Syrie, et notamment « Haurani », sont des populations génétiquement hétérogènes. Il semble toutefois que les pratiques traditionnelles dans le Hauran font une large place à la sélection massale et à l'épuration des semences d'élites : un type plus pur, appelé « *Naouaoui* » est ainsi distribué sur une grande échelle aux cultivateurs syriens.

A la suite de ces diverses observations, il nous a paru intéressant de poursuivre plus systématiquement l'étude du type « Haurani », pour en préciser davantage les caractéristiques variétales et en tenter l'amélioration.

Dans une première étape, nous nous proposons d'analyser ces caractéristiques par l'étude détaillée d'une population type. Nous chercherons ensuite à connaître sa réaction à certaines techniques culturales, pour améliorer le rendement et la qualité.

L'étude de l'amélioration génétique comportera d'abord l'utilisation d'une sélection généalogique classique pour isoler à l'état de lignées pures les meilleurs

génotypes. Elle sera complétée par une hybridation avec diverses variétés cultivées, pour préciser le comportement héréditaire des caractères favorables de « Haurani » qu'il convient de conserver dans un programme d'amélioration, tout en s'efforçant d'augmenter la qualité technologique.

2. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Toutes les études rapportées ici ont pour origine un échantillon de semences commerciales de « Haurani » multiplié par le Département de Recherche agronomique du Ministère de l'Agriculture à Douma (Syrie).

Le matériel, étudié au domaine de l'E. N. S. A. T. de Monlon à Toulouse, comportait en 1970-71 et 1971-72 plusieurs séries d'essais :

2. 1. 272 lignées issues d'épis prélevés au hasard sur la récolte 1971, d'un semis d'hiver unique de l'échantillon d'origine. Sur ces lignées, ont été appréciés les caractères suivants : compacité de l'épi, hauteur de paille, couleur des feuilles, résistance à certaines maladies en conditions naturelles.

Les caractères de fertilité, épillets fertiles et stériles par épi, nombre de grains par épillet et poids de grains par épi, ont été relevés sur un échantillon aléatoire de 21 seulement des 272 lignées précédentes.

2. 2. Trois essais comparatifs de rendement en split-plot à 4 répétitions, semés à trois dates échelonnées :

1^er^ semis : 3-11-70

3 fumures azotées (1) :
- n_1 = sans azote
- n_2 = 30 unités/ha au semis + 30 unités à la montée
- n_3 = 60 unités à la montée

3 densités :
- d_1 = 125 plantes/m²
- d_2 = 250 plantes/m²
- d_3 = 400 plantes/m²

2^e^ semis : 12-1-71

2 fumures :
- n_1 = 60 unités/ha au début du tallage
- n_2 = 60 unités vers le stade C2

3 densités : comme ci-dessus.

3^e^ semis : 5-3-71

2 fumures :
- n_1 = 90 unités/ha au semis
- n_2 = 30 au semis + 60 à la montée

3 densités : comme ci-dessus.

Parcelles élémentaires de 8 lignes espacées de 0,20 m, longues de 13 m (semoir automoteur) ; parcelles utiles de 10 m² après élimination des bordures.

2. 3. Chacun de ces trois essais comportait une cinquième répétition utilisée pour la détermination des stades A et B (JONARD *et al.*, 1952) : 10 plantes prélevées tous les deux jours au hasard sur la ligne la plus homogène de chaque parcelle. Les durées S-A et A-B ont été ramenées aux sommes des températures journalières relevées à 150 cm sous abri pendant ces périodes.

2. 4. Le taux de grains mitadinés a été compté à l'œil sur deux fois 100 grains par traitement densité × fumure, après mélange des 4 répétitions du même traitement dans le même essai.

2. 5. L'amélioration génétique a été basée sur une sélection généalogique, d'abord dans la population d'origine, puis après hybridation avec des lignées européennes fixées. Les performances des F_1 ont été mesurées pour apprécier les possibilités d'hétérosis.

(1) Sous forme d'amnonitrate à 33,5 p. 100.

3. — RÉSULTATS ET DISCUSSION

3. 1. — *Caractéristiques morphologiques et physiologiques* (*sur lignées*)

Les observations morphologiques confirment en gros les descriptions faites antérieurement, avec toutefois, une assez grande variabilité.

3. 1.1. *Compacité de l'épi.*

Compact	:	201 lignées	soit	74 p. 100
Demi-compact	:	54 lignées	soit	20 p. 100
Demi-lâche	:	14 lignées	soit	5 p. 100
Lâche	:	3 lignées	soit	1 p. 100

3. 1.2. *Hauteur de la plante.*

60 à 80 cm	:	39 lignées	soit	14,3 p. 100
80 à 100 cm	:	118 lignées	soit	43,3 p. 100
100 à 120 cm	:	115 lignées	soit	42,3 p. 100
« Bidi 17 »	:	135 cm		

Aucune lignée n'a subi la verse, qui était pourtant sévère sur de nombreuses variétés de blé dur avoisinantes. « Haurani » semble donc peu sensible à cette adversité.

3. 1.3. *Couleur du feuillage.*

Glauque	:	263 lignées	soit	96,7 p. 100
Non-glauque	:	9 lignées	soit	3,3 p. 100.

La variabilité ainsi observée indique que cette population est constituée d'un mélange de génotypes différents. D'ailleurs, 11 p. 100 des lignées étaient elles-mêmes en disjonction, résultats d'hybridations naturelles, soit à Toulouse en 1971, soit en Syrie antérieurement. Si cette forte tendance à l'allogamie, qui reste à préciser, peut présenter un avantage dans un programme d'obtention de blés hybrides grâce à une mobilité plus grande du pollen, ce sera certainement un inconvénient dans le déroulement du programme d'amélioration par voie généalogique classique.

3. 1.4. *Aptitude au tallage.*

Les observations faites sur lignées et complétées par l'étude des essais compatarifs décrits ci-dessous, ont montré que le tallage du « Haurani » est très faible et que les fumures azotées améliorent peu ce caractère. Le brin-maître, même aux faibles densités, n'est guère accompagné de plus d'une talle montant en épi (tabl. 1).

Cette caractéristique, à condition de la compenser par des semis denses, pourrait représenter une aptitude favorable d'adaptation à un milieu aride (au moins dans l'espèce blé dur).

3. 1.5. *Fertilité et grosseur du grain.*

« Haurani » a été comparé en pépinière, pour les facteurs de fertilité et le poids du grain, à plusieurs variétés témoins de blé dur qui lui ont servi par ailleurs

de partenaire en croisement (voir plus loin). Les résultats figurent au tableau 2.

Il ressort de ces résultats que « Haurani » est un cultivar à petits grains : ce caractère est à améliorer, de même que le nombre d'épillets fertiles par épi ; par contre, les caractères nombre de grains par épillet et absence d'épillets stériles atteignent un niveau favorable à conserver dans un programme d'amélioration.

TABLEAU 1

Nombre moyen de talles-épis par plante, brin-maître inclus, dans le premier semis

	D_1	D_2	D_3
N_1 : 0	1,20	1,04	1,00
N_2 : 30 + 30	2,01	1,20	1,03
N_3 : 60	1,80	1,20	1,00

TABLEAU 2

Fertilité et poids du grain de « Haurani » (moyenne et écart types sur 21 lignées) *en comparaison avec d'autres variétés ou lignées fixées du laboratoire*

	Épillets fertiles par épi	Épillets stériles par épi	Grains par épillet	Grains par épi	Poids de 1 000 grains
« Haurani »	18,8 ± 1,02	0,95 ± 0,287	1,9 ± 0,27	34,4 ± 5,03	42,4 ± 2,03
« Bidi 17 »	20,6	1,60	2,5	50,6	55,6
« Montferrier »	23,6	2,25	1,3	32,9	56,0
« Javardo »	23,9	1,07	2,5	60,6	43,0
« W. Turkischer »	20,4	2,30	1,6	33,4	33,2
« 61 D 3 »	21,8	2,19	1,8	41,6	46,3
« 58 F 2 8 »	20,7	0,42	2,1	43,7	38,0
« 62 L 8 6 10 »	22,9	1,69	1,8	42,3	45,9

3. 1.6. *Comportement sanitaire.*

Toutes les lignées de « Haurani » étaient attaquées par *Puccinia triticina*, la plupart par *Fusarium roseum* et 84 p. 100 d'entre elles étaient sensibles à *Erysiphe graminis*.

Cette variété ne semble donc pas apporter de gènes particuliers de résistance qui seraient intéressants pour un programme de sélection en France. Toutefois ces observations, faites à Toulouse, ne permettent pas de conclure sur la valeur génétique de « Haurani » dans son pays d'origine au point de vue sanitaire : les maladies cryptogamiques, ou du moins leurs races physiologiques, ont toutes les chances d'y être différentes. Mais il faut surtout rappeler que le climat de la Syrie ne favorise pas le développement d'épidémies graves de Rouille brune, d'Oïdium ni de Fusariose.

3. 2. — *Précocité et rythme de développement*

Jugée sur les dates d'épiaison en lignées semées en automne, la précocité de « Haurani » présente une certaine variation (13 jours d'écart entre les précocités extrêmes), mais 83 p. 100 des lignées ont épié avant « Bidi 17 » (18 mai) : « Haurani » est donc demi-précoce à Toulouse.

La date d'apparition des stades A, B et E (épiaison) a été observée sur les essais semés à des dates échelonnées. Aucun effet de la fumure ni de la densité de semis n'est apparu. Par contre, la date de semis a influencé considérablement la durée relative des phases, comme il fallait s'y attendre (tabl. 3).

TABLEAU 3

Longueur des phases de développement exprimées en sommes de températures et conséquences sur deux composantes du rendement

Date				Somme t° S-A (°C)	Somme t° A-B (°C)	Somme t° B-E (°C)	Somme t° S-E (°C)	Tallage herbacé par pl.	Épillets par épi
S	A	B	E						
3/11	17/12	17/3	9/5	462	467	813	1 723	4,60	21,2
12/1	30/3	16/4	16/5	549	264	569	1 382	2,78	15,4
5/3	19/4	26/4	26/5	465	103	559	1 120	1,75	13,4

La durée de la phase S-A, très variable en nombre de jours, correspond à une somme de température assez constante : 510°C ± 37. Ceci confirme les résultats de JONARD *et al.* 1952 et GRIGNAC 1965, et place « Haurani » parmi les variétés à phase végétative courte.

Les sommes des températures nécessaires à la réalisation de la phase A-B, par contre, décroissent très vite pour des semis plus tardifs : ici intervient un effet photopériodique prépondérant, qui a permis le déclanchement de la montaison pour une longueur de jour de 11 h 56 ' seulement en semis d'hiver. « Haurani » est donc une variété de type « printemps de jours courts ». La durée de la phase B-E, raccourcie pour les semis plus tardifs, mais en moindre proportion que la phase précédente, exprime un effet combiné de la photopériode et de la thermopériode.

Le résultat final est un décalage de 16 jours seulement entre les dates d'épiaison pour des semis espacés de trois mois.

Notons enfin que la très forte réduction de la période d'initiation florale pour des semis tardifs entraîne une réduction corrélative, très marquée, du tallage herbacé et à un moindre degré du nombre d'épillets. Ceci confirme les observations de GRIGNAC, (1965) sur le Blé dur en général, et permet de prévoir des conséquences défavorables pour le rendement.

3. 3. — *Réactions aux techniques culturales*

3. 3.1. *Rendement et composantes du rendement.*

Les résultats des essais comparatifs de rendement pour 3 dates de semis, 2 ou 3 types de fumure azotée et 3 densités sont résumés dans le tableau 4.

Ces résultats montrent, pour le premier semis, un effet densité et un effet azote l'un et l'autre très significatifs ($t_N = 3{,}78$ et $t_D = 1{,}76$) et sans interaction entre eux. Pour le deuxième semis, aucun effet n'est significatif. Pour le troisième semis, seul l'effet densité est très significatif ($t_D = 1{,}41$).

TABLEAU 4

Rendements moyens en qx/ha en fonction des paramètres : date de semis, densité de semis, et fumure azotée

1er semis	D_1	D_2	D_3	Moyenne
N_1 : 0	11,02	14,04	15,10	13,52
N_2 : 30 + 30	16,70	19,52	22,01	19,40
N_3 : 60	16,25	21,42	19,57	19,08
Moyenne	14,65	18,46	18,89	17,33

2e semis	D_1	D_2	D_3	Moyenne
N_1 : 60 (T)	11,09	13,15	14,18	12,80
N_2 : 60 (C_2)	10,17	14,89	14,25	13,10
Moyenne	10,63	14,02	14,21	12,95

3e semis	D_1	D_2	D_3	Moyenne
N_1 : 90 (S)	4,68	7,82	9,29	7,26
N_2 : 30 + 60	4,88	7,22	9,17	7,09
Moyenne	4,78	7,52	9,23	7,17

Les conclusions qu'on peut en tirer sont les suivantes : de niveau dans l'ensemble médiocre, dans les conditions de Toulouse en 1971 (notamment à cause du mauvais état sanitaire) le rendement atteint son maximum pour un semis d'hiver. La fumure azotée, apportée en une seule ou plusieurs fois, agit très favorablement sur le rendement dans ces conditions ; le rendement de 21,49 q/ha obtenu sur « Haurani », atteint celui qui a été relevé pour la variété « Bibi 17 », cultivée à proximité.

Les observations complémentaires, faites par des prélèvements sur une répétition distincte de chaque essai, montrent que cet effet de l'azote est le résultat d'une augmentation de tous les facteurs du rendement : tallage, nombre d'épillets par épi, pourcentage d'épillets fertiles, nombre de grains par épillet, poids de 1 000 grains.

L'augmentation du peuplement par unité de surface, résultat des densités croissances de semis, réduit par contre tous les facteurs du rendement, notés sur plantes individuelles ; toutefois, le rendement global par unité de surface est très significativement accru : cela provient de la faible aptitude de « Haurani » au tallage qui nécessite des densités élevées de plantes, à condition comme cela était le cas ici, de ne pas subir la verse.

3. 3.2. *Sensibilité au mitadinage.*

Le tableau 5 montre le pourcentage de grains mitadinés dans les essais ci-dessus, estimé pour chaque combinaison date de semis × densité de semis × fumure, après mélange des 4 répétitions. On peut en conclure que « Haurani » est dans l'ensemble sensible à cette adversité, même avec une fumure azotée copieuse et échelonnée dans le temps. Toutefois le taux de mitadinage diminue quelque peu avec une fumure azotée surtout tardive ; il diminue aussi notablement en semis de fin d'hiver et de printemps ; mais il s'accroît par contre avec les densités croissantes, sauf en semis de printemps. Cette absence de relation directe entre le rendement et le taux de mitadinage a déjà été signalée par DAVIS et HIDDLETON (1961).

TABLEAU 5

Pourcentage de grains mitadinés en fonction des mêmes paramètres qu'au tableau 4

1er semis	D_1	D_2	D_3	Moyenne
N_1 : 0	60,6	75,2	80,8	72,2
N_2 : 30 + 30	53,7	62,1	54,2	56,6
N_3 : 60	36,8	42,8	57,7	46,0
Moyenne	50,5	60,0	64,2	58,2
2e semis	**D_1**	**D_2**	**D_3**	**Moyenne**
N_1 : 60 (T)	23,1	24,5	37,2	28,3
N_2 : 60 (C_2)	20,4	24,6	32,0	25,6
Moyenne	20,8	24,5	34,4	26,9
3e semis	**D_1**	**D_2**	**D_3**	**Moyenne**
N_1 : 90 (S)	18,0	15,0	15,0	16,0
N_2 : 30 + 60	15,0	14,0	15,0	15,0
Moyenne	16,5	14,5	15,0	15,3

3. 4. — *Possibilités d'amélioration*

3. 4.1. *Sélection généalogique.*

Après avoir montré l'hétérogénéité variétale dans la première partie de notre travail, une sélection généalogique a été entreprise et sera poursuivie à Toulouse puis en Syrie même, pour former ainsi le noyau de la production des semences des prochaines années.

3. 4.2. *Hybridation.*

Un programme d'hybridation a été établi en vue de :

1° Préciser le comportement de certains caractères favorables de « Haurani » :

— Fertilité de l'épillet ;
— Taille moyenne ;
— Absence d'épillets stériles.

Ces aptitudes doivent être conservées dans un programme d'amélioration génétique.

2° Améliorer la qualité semoulière, notamment :

— Par la résistance au mitadinage ;
— par l'aptitude à donner des pâtes de couleur jaune.

3° Améliorer la productivité en augmentant :

— le nombre de talles par plante ;
— la fertilité de l'épi ;
— la grosseur du grain.

4° Améliorer la résistance aux maladies cryptogamiques.

Ces différents critères ont guidé le choix des autres partenaires en fonction :

— du centre d'origine (de manière à obtenir de nouvelles combinaisons entre variétés éloignées génétiquement) ;
— de leurs caractères agronomiques (productivité, qualité).

Certaines précautions ont été prises à cause de l'hétérogénéité de « Haurani », un épi du pied-mère « Haurani » a été semé sur une ligne à côté de plantes F_1 lui correspondant.

Les résultats obtenus pour les plantes F_1 et les parents n'ont été relevés que sur des croisements présentant une densité normale du peuplement ; c'est ainsi que nous avons remarqué :

1. Un effet d'hétérosis évident (valeur de la F_1 excédant celle du meilleur parent), donc une aptitude à la combinaison, d'ailleurs parfois très élevée, pour les caractères suivants :

Le poids de 1 000 grains (grosseur du grain).

Une augmentation de 2 à 44 p. 100 dans le cas de 5 croisements sur 6 :

« Haurani » × « 58 F 2 8 »
« Haurani » × « 61 D 3 »
« Haurani » × « 62 L 8 6 10 »
« Haurani » × « Bidi 17 »
« Haurani » × « W. Turkischer »

La fertilité de l'épi.

Une augmentation du nombre de grains par épi de zéro à 28 p. 100 pour 3 croisements.

« Haurani » × « Montferrier »
« Haurani » × « 62 L 8 6 10 »
« Haurani » × « 61 D 3 »

La fertilité de l'épillet.

Le nombre de grains par épillet augmente de zéro à 21 p. 100 pour les croisements suivants :

« Haurani » × « 62 L 8 6 10 »
« Haurani » × « 61 D 3 »
« Haurani » × « Montferrier »
« Haurani » × « W. Turkischer »

Le poids de grains de la plante entière.

Une augmentation de 17 à 39 p. 100 a été noté sur le rendement par plante dans 5 croisements sur 6.

« Haurani » × « W. Turkischer »
« Haurani » × « 62 L 8 6 10 »
« Haurani » × « Montferrier »
« Haurani » × « 58 F 2 8 »
« Haurani » × « 61 D 3 »

Le poids de grains du maître-brin.

Une augmentation de 33 à 53 p. 100 a été notée chez la plupart de nos croisements.

« Haurani » × « W. Turkischer »
« Haurani » × « 62 L 8 6 10 »
« Jaurani » × « Montferrier »
« Haurani » × « 58 F 2 8 »
« Haurani » × « 61 D 3 »

Une augmentation de 7 à 26,4 p. 100 pour le poids total du maître-brin dans le cas de :

« Haurani » × « W. Turkischer »
« Haurani » × « 61 D 3 »
« Haurani » × « 58 F 2 8 »
« Haurani » × « 62 L 8 6 10 »

2. En revanche aucun hétérosis n'est apparu en ce qui concerne :
— le nombre de talles par plantes ;
— la hauteur de la plante ;
— le nombre d'épillets fertiles par épi ;

et ceci dans aucun croisement, ce qui confirme les résultats de KALTISKES et LEE (1971) sur Blé dur.

3. L'absence d'épillets stériles est un caractère dominant et très intéressant chez « Haurani » (on le retrouve dans tous les croisements).

4. Une relation entre la compacité de l'épi et l'absence d'épillets stériles par épi a été observée principalement entre les variétés « Haurani » et « 58 F 2 8 » : plus l'épi est compact, plus le nombre d'épillets stériles par épi est réduit.

L'étude des plantes F_2 sera effectuée ultérieurement dans un double but : théorique (héritabilité de certains caractères), pratique (recherche de variétés nouvelles).

4. — CONCLUSION

L'étude qui précède a permis de préciser quelques caractéristiques variétales du blé dur syrien « Haurani » dans les conditions agro-climatiques de Toulouse :

— feuillage glauque, épis en majorité compacts ;
— type printemps, demi-précoce ;
— taille moyenne, résistant à la verse ;
— tallage-épi très faible ;
— épillets assez fertiles ;
— poids de 1 000 grains assez faible ;
— sensibilité aux maladies, notamment *Puccinia triticina*, *Fusarium roseum*, *Erysiphe graminis* ;
— sensibilité au mitadinage, même avec forte fumure azotée.

D'autre part, une variabilité génétique assez importante a été observée sur un échantillon d'épis-lignes pris au hasard. Cette variabilité semble en liaison avec un taux élevé de fécondations croisées. Une sélection généaologique a été entreprise et sera poursuivie à Toulouse puis en Syrie même pour isoler des lignées pures dont les meilleures pourront être substituées à la population d'origine. Mais certaines observations faites à Toulouse demanderont à être vérifiées, notamment en ce qui concerne le tallage, la précocité, la qualité du grain. Cependant, les différences entre la vallée de la Garonne et les plaines syriennes ne sont pas excessives : latitude assez voisine (44° contre 37°), régime pluviométrique assez comparable malgré des étés plus chauds et secs en Syrie, sols d'alluvions dans les deux cas. D'ailleurs le comportement général du « Haurani » observé dans le présent travail diffère peu de celui qui a pu être analysé dans sa zone d'origine (LIGNON et AURIAU, 1957), en signalant toutefois que les rendements atteints en Syrie en l'absence d'adversités parasitaires et dans les meilleurs conditions de culture dépassent notablement les performances observées à Toulouse en 1971 (45,8 q/ha en irrigation, MURTY, 1967).

Il convient par ailleurs de souligner une aptitude du blé « Haurani » qui pourrait être intéressante dans un programme futur d'amélioration en Syrie et aussi à l'étranger : il s'agit d'un hétérosis important manifesté en F_1 après croisement avec plusieurs variétés d'origines différentes. Cet hétérosis atteint 44 p. 100 pour le poids de 1 000 grains, 39 p. 100 pour le rendement par plante et jusqu'à 53 p. 100 pour le rendement du maître-brin. En outre, la faible proportion d'épillets stériles, liée d'ailleurs à la compacité, se comporte comme un caractère dominant.

Ces observations précisent les données bibliographiques disponibles pour le Blé dur, qui sont beaucoup moins nombreuses que pour le Blé tendre, et d'ailleurs contradictoires (NASTASI, 1964 ; MAMIROV, 1968 ; KNOTT, 1969 ; MILHES, 1972). Il n'est pas encore possible à ce stade de notre travail de distinguer dans cette supériorité des hybrides la partie fixable (aptitude générale à la combinaison) de la partie due à la dominance ou la superdominance de certaines combinaisons génétiques (aptitude spécifique à la combinaison). Si la première était importante, « Haurani » pourrait s'avérer être un géniteur intéressant dans un programme de sélection classique, compte tenu de ses qualités physiologiques, et en éliminant des descendances les génotypes sensibles aux maladies et au mitadinage.

Mais, dans tous les cas, l'utilisation de ce blé pourrait retenir l'attention des sélectionneurs pour un programme d'obtention d'hybrides industriels ; et ceci d'autant plus que « Haurani » semble bien avoir au moins en zone sèche et chaude, une aptitude réelle à la fécondation croisée, ce qui pourrait, nous semble-t-il, impliquer une mobilité du pollen favorable au grainage dans ces conditions.

Reçu pour publication en octobre 1973.

SUMMARY

AGROLOGICAL CHARACTERISTICS AND BREEDING PERSPECTIVES OF « HORANI », A *TRITICUM DURUM* DESF. VARIETY

« Horani », the main Syrian hard wheat cultivar, was studied in Toulouse area in order to better know its varietal characteristics and to direct its genetic improvement. « Horani », a spring and short-day habit, rather early and very drought resistant variety, presents several weak points : disease sensitivity, small kernels and moderate technological quality. But high fertility of spikelets, is an useful genetic property. On another hand, short culms, whence a fair lodging resistance, make it react favorably to important amounts of nitrogen dressing, even when densely sown.

« Horani » breeding will have to include first a pedigree selection (that is already initiated) and bring in the yield components that it is lacking off. Many outstanding F_1's were observed after several crosses made with that wheat. Such a capacity, besides a seemingly high cross-pollination ratio, should make « Horani » a possible good partner for industrial hybrids.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AURIAU P., 1957. Quelques données sur le climat du blé dans le Proche-Orient. *Ann. Amélior. Plantes*, 5-18.

AURIAU P., LIGNON R., 1957. Étude préliminaire sur les populations de blés cultivés dans le Proche-Orient. *Ann. Amélior. Plantes*, 19-45.

BALLOT X., 1962. Contribution à l'étude de la maturation de grain chez différents génotypes de *Triticum* en fonction du climat et des méthodes culturales. *Mémoire présenté à la Chaire d'Agriculture du Conservatoire National des Arts et Métiers.*

DAVIS W. H., MIDDLETON G. K., 1961. Inhéritance of protein, texture, and yield in Wheat. *Crop. Sci.*, **1**, 235-238.

DRACEA I., BUTNARU G., NEDELEA G., MOISUC A., 1966. Morphological and cytological changes determined in various wheat hybrid. *Lucrar stiint. Inst. agron. Timisoara* : *Ser. Agron.*, 9, 105-21.

ÉCOCHARD R., 1956. *Rapport d'activité de la Station de Deir-El-Hajjar sur le blé et sur l'orge syriens.* Institut français de coopération technique.

GRIGNAC P., 1965. *Contribution à l'étude de* Triticum durum DESF. Thèse de doctorat ès-sciences Toulouse, 152 p.

GRIGNAC P., 1967. Fumure azotée du blé dur et mitadinage. *Bull. engrais*, 497, 57-62.

JONARD P., KOLLER J., VINCENT A., 1952. Évolution de la tige et de l'épi chez la variété du blé « Vilmorin 27 » au cours de la période de production. *Ann. Amélior. Plantes*, **1**, 31-54.

JONARD P. et KOLLER J., 1951. Les facteurs de la productivité chez le blé. *Ann. Amélior. Plantes*, **1**, 236-276.

KALTSIKES P. J., LEE F., 1971. Quantitative inheritance in *Durum* Wheat. *Canad. J. Genet. Cytol.*, **13**, 2, 210-18.

KNOTT D. R., SINDAGI S. S., 1969. Heterosis in diallel crosses among six varieties of hard red spring Wheat. *Canad. J. Genet. Cytol.*, **11**, 810-822.

MAMIROV N. H., 1968. The appearance of heterosis in durum Wheat. *Sborn. Trud. Aspirant. Mold. Nauc. Sotrud. V. S. E. S.*, *Nauc. Issled. Ins. Rasten* (Rec. Wk. Postgrad- Jun, Sci. Allum.). *Sci. Res. Inst. Plant. Indust.*, **9**, 13, 63-67.

MILHET Y., 1971. Contribution expérimentale à l'étude du mitadinage de *Triticum durum* DESF. I. N. R. A., Département de Physiologie végétale C. N. R. A., Versailles.

MILHES P., 1972. *Les composantes du rendement et l'activité photosynthétique chez le blé dur.* Thèse de doctorat de spécialité Toulouse.

MURTY G. S., 1967. *Report of the cereal crop breeding expert U. N. S. F.* Damascus Agricultural Research station project Syrian Arab Republic.

NASTASI V., 1964. Wheat production in Ethiopia. *Inf. Bull. N. East Wheat, Barly. Improv. Proj.* (FAO), **1** (3).

SHULYNDIN A. F., 1970. Hybridation intra spécifique du blé dur d'hiver. *Selek I. Semenovod. S. S. S. R.*, **35**, 3, 22-25.

VAVILOV N. E., 1951. *Origin, variation, immunity and Breeding of cultivated plants.* Ronald Press Company, New York. 363 p.

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (3), 259-263.

ÉTUDE DE L'HÉRÉDITÉ DE LA RÉSISTANCE DU MELON (*CUCUMIS MELO*) AUX RACES 1 ET 2 DE *FUSARIUM OXYSPORUM* F. *MELONIS*

Georgette RISSER

avec la collaboration technique de J.-C. RODE

Station d'Amélioration des Plantes maraîchères,
Centre de Recherches d'Avignon, I. N. R. A.,
84140 Montfavet

RÉSUMÉ

L'hérédité de la résistance du Melon aux races 1 et 2 de *Fusarium oxysporum* f. *melonis* (FOM) a été étudiée par infection artificielle de jeunes plantules (trempage des racines avant repiquage dans une dilution de culture agitée).

L'étude des disjonctions dans la descendance des croisements entre les 3 hôtes différentiels : « Charentais T », « Doublon », « CM 17.187 » permet d'attribuer à 1 seul gène dominant $Fom_{1\cdot 2}$ la résistance aux races 1 et 2 de « CM 17.187 » (tabl. 2, 3). Ce gène est indépendant du gène Fom_1 porté par « Doublon » et conférant la résistance à la seule race 1 (tabl. 4, 5, 6).

Toutes les lignées de Melons résistantes aux races 1 et 2 de FOM étudiées jusqu'ici sont porteuses du même gène $Fom_{1\cdot 2}$ (tabl. 7).

INTRODUCTION

Les recherches entreprises depuis une douzaine d'années par les Stations d'Amélioration des Plantes et de Pathologie végétale du Centre de Recherches agronomiques du Sud-Est à Montfavet, sur la résistance du Melon au *Fusarium oxysporum* f. *melonis* ont notamment permis de mettre en évidence l'existence de races physiologiques chez ce parasite (RISSER et MAS, 1965 ; MAS et RISSER, 1966 ; RISSER *et al*, 1969).

La réaction de trois hôtes différentiels : « Charentais T », « Doublon » et « CM 17.187 » et la diversité des symptômes observés, permettent de classer les souches de *Fusarium oxysporum* isolées en France à partir de Melon en 4 races physiologiques (tabl. 1).

Dès 1962, la résistance à la race 1 était attribuée à 1 gène dominant (MESSIAEN *et al*, 1962).

Le présent article présente les travaux réalisés sur l'hérédité de la résistance de « CM 17.187 » aux races 1 et 2.

TABLEAU I

Caractérisation des 4 races de Fusarium oxysporum *f.* melonis.

Race	« Charentais T »	« Doublon »	« CM 17.187 »	Symptômes
1	+	—	—	Jaunissement et décomposition progressive des tissus
2	+	+	—	
4	+	+	+	
3	+	+	+	flétrissement brutal

\+ : race virulente sur l'hôte considéré ;
— : race non virulente.

MÉTHODES EXPÉRIMENTALES

Toutes les observations ont été faites au stade plantule après infection artificielle. Les graines sont mises à germer en serre dans du sable stérilisé. Au stade « cotylédons étalés » les plantules sont repiquées dans du sable stérilisé après trempage de leurs racines pendant 2 minutes environ dans une dilution de culture agitée de *Fusarium*. Les plantules infectées, arrosées avec une solution minérale (Knop à demi-concentration) sont placées à des températures d'environ 18°C pendant la nuit, 25°C pendant le jour (serre pendant l'hiver, chambres de cultures pendant l'été). Le comportement des plantules est noté une quinzaine de jours après l'infection.

RÉSULTATS

Étude des croisements réalisés entre « CM 17.187 » et « Charentais T »

Lorsqu'on croise « CM 17.187 » par « Charentais T », la F_1 obtenue est entièrement résistante aux races 1 et 2. Les disjonctions observées en F_2 et dans le rétrocroisement par « Charentais T » sont reportées dans les tableaux 2 et 3.

L'analyse par le test χ^2 montre qu'on peut attribuer chacune des résistances aux races 1 et 2 à l'action d'un gène dominant. S'agit-il du même gène dans les 2 cas ?

L'infection de la F_2 par un mélange des races 1 et 2 ne permet pas de répondre à cette question car nous avons montré (MAS *et al*, 1969) que lorsqu'une plante résistante à la race 1 et sensible à la race 2 était inoculée par un mélange de spores des races 1 et 2 elle se montrait au moins temporairement résistante au mélange.

Nous n'avons pas étudié les lignées F_3 du croisement « CM 17.187 » × « Charentais T », mais nous avons systématiquement testé le comportement vis à vis des races 1 et 2 de tous les rétrocroisements par « Charentais T » effectués pour l'obtention de lignées isogéniques : or, jusqu'ici (nous avons effectué le septième rétrocroisement en 1973) les résistances aux races 1 et 2 sont toujours restées conjointes : il semble donc bien qu'un même gène régisse la résistance aux 2 races.

TABLEAU 2

Disjonctions observées dans la F_2 : « CM 17.187 » × « Charentais T »

Race	Résistantes	Sensibles	Total	Disjonctions théoriques	χ^2	Probabilité du χ^2
1	143	50	193	3-1	0,085	> 0,75
2	254	89	343	3-1	0,164	> 0,50

TABLEAU 3

Disjonctions observées dans le rétrocroisement (« CM 17.187 » × « Charentais T ») × « Charentais T »

Race	Résistantes	Sensibles	Total	Disjonctions théoriques	χ^2	Probabilité du χ^2
1	86	96	182	1-1	0,549	> 0,30
2	91	107	198	1-1	1,293	> 0,20

Étude des croisements réalisés entre « CM 17.187 » et « Doublon »

Lorsqu'on croise « CM 17.187 » par « Doublon », la F_1 est entièrement résistante aux races 1 et 2. Les disjonctions observées en F_2 et dans les récroisements par « Charentais T » et « Doublon » sont reportées dans les Tableaux 4, 5 et 6. Elles montrent que les gènes de résistance portés par « Doublon » et « CM 17.187 » ne sont pas allèles mais sont des gènes indépendants.

Par ailleurs, 154 lignées F_3 ont été infectées successivement par les races 1 et 2 (30 plantules infectées par test). La résistance à la race 2 s'est toujours montrée accompagnée de la résistance à la race 1 confirmant ainsi l'hypothèse de l'existence d'un seul gène conférant la résistance aux 2 races chez « CM 17.187. »

TABLEAU 4

Disjonctions observées dans la F_2, « CM 17.187 » × « Doublon »

Race	Résistantes	Sensibles	Total	Disjonctions théoriques	χ^2	Probabilité du χ^2
1	219	14	233	15-1	0,023	≃ 0,90
2	585	176	761	3-1	1,423	> 0,20

TABLEAU 5

Disjonctions observées dans le rétrocroisenemt (« CM 17.187 » × « Doublon ») × « Doublon »

Race	Résistantes	Sensibles	Total	Disjonctions théoriques	χ^2	Probabilité du χ^2
1	98	0	98	1-0		
2	140	126	266	1-1	0,737	> 0,30

TABLEAU 6

Disjonctions observées dans le recroisement (« CM 17.187 » × « Doublon ») × « Charentais T »

Race	Résistantes	Sensibles	Total	Disjonctions théoriques	χ^2	Probabilité du χ^2
1	248	73	321	3-1	0,873	> 0,30
2	135	122	257	1-1	0,657	> 0,30

Identité du gène de résistance aux races 1 et 2
porté par d'autres lignées que « CM 17.187 »

Toutes les lignées de Melon en notre collection résistantes à la race 2 le sont également à la race 1. Dans tous les cas où l'analyse génétique a été faite, il s'est avéré que ces lignées étaient porteuses du même gène que « CM 17.187 ». C'est notamment le cas de lignées utilisées dans nos travaux de sélection : « Kanro Maruwa » parent de « Printadou », « Ogon 9 » à bon niveau de résistance horizontale, « PI 161.375 » tolérant au Virus 1 du Concombre (tabl. 7).

TABLEAU 7

Disjonctions observées dans des croisements entre lignées résistantes au FOM races 1 et 2 (infection par la race 2)

	Résistantes	Sensibles
F_2 (« Ogon 9 » × « CM 17.187 »)	57	0
F_2 (« Kanro Makuwa » × « CM 17.187 »)	136	0
F_2 (« 161.375 » × « CM 17.187 »)	36	0
(« 161.375 » × « CM 17.187 ») × « Charentais T »	48	0

CONCLUSIONS

D'après les résultats observés, les hôtes différentiels utilisés dans notre classification des races physiologiques de *Fusarium oxysporum* f. *melonis* diffèrent par 2 gènes dominants : l'un, porté par « Doublon », confère la résistance à la seule race 1, l'autre, porté par « CM 17.187 », confère la résistance à l'ensemble des races 1 et 2.

Nous proposons de dénommer Fom_1 le gène porté par « Doublon », $Fom_{1.2}$ le gène porté par « CM 17.187 ».

La sélection de lignées isogéniques de « Charentais T », porteuses des gènes Fom_1 ou $Fom_{1.2}$ est en cours.

Reçu pour publication en décembre 1973.

SUMMARY

STUDY OF THE RESISTANCE OF MELON (*CUCUMIS MELO*) TO RACES 1 AND 2 OF *FUSARIUM OXYSPORUM* F. *MELONIS*

Artificial inoculation of seedlings (dipping young seedlings in a fungus culture suspension before pricking) was used to study resistance of Melon to races 1 and 2 of *Fusarium oxysporum* f. *melonis*.

According to the disjunctions shown by crosses between the three differential hosts : « Charentais T », « Doublon » and « CM 17.187 », it appears that resistance to both races 1 and 2 of « CM 17.187 » is due to one dominant gene : $Fom_{1.2}$ (tabl. 2, 3). This gene is independent from the dominant gene Fom_1 in « Doublon » that gives resistance to race 1 only (tabl. 4, 5, 6).

All the lines of melon resistant to races 1 and 2 of FOM appear to have the same dominant gene $Fom_{1.2}$ (tabl. 7).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

MAS P., RISSER G., 1966. Caractérisation, symptômes et virulence de diverses races de *Fusarium oxysporum* SCHL, f. sp. *melonis* SN. et HANS. *Actes du Premier Congrès de l'Union Phytopathologique Méditerranéenne, Bari*, 503-509.

MAS P., RISSER G., RODE J.-C., 1969. Phénomènes de prémunition entre formes spécialisées ou races de *Fusarium oxysporum* chez *Cucumis melo*. *Deuxième Congrès de l'Union phytopathologique méditerranéenne, Ann. Phytopathol.*, nº hors série, **1**, 213-216.

MESSIAEN C.-M., RISSER G., PECAUT P., 1962. Étude des plantes résistantes au *Fusarium oxysporum* f. sp. *melonis* dans la variété de Melon « Cantaloup Charentais ». *Ann. Amélior. Plantes*, **12**, 2, 157-164.

RISSER G., MAS P., 1965. Mise en évidence de plusieurs races de *Fusarium oxysporum* f. *melonis*. *Ann. Amélior. Plantes*, **15**, 4, 405-408.

RISSER G., MAS P., RODE J.-C., 1969. Mise en évidence et caractérisation d'une quatrième race de *Fusarium oxysporum* f. *melonis*. *Deuxième Congrès de l'Union phytopathologique méditerranéenne. Ann. Phytopathol.*, nº hors série, **1**, 217-229.

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (3), 265-278.

INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE DE CONSERVATION DES BULBES SUR LA DIFFÉRENCIATION D'ORGANES AÉRIENS, LEUR ÉLONGATION ET LA BULBIFICATION CHEZ L'IRIS BULBEUX HOLLANDAIS, VAR. « WEDGWOOD »

M. LE NARD

Station d'Amélioration de la Pomme de terre et des Plantes à bulbes, I. N. R. A., 29208 Landerneau

RÉSUMÉ

Des bulbes d'Iris, variété « Wedgwood » (calibre 9-10 cm) sont conservés à une température constante, 30°C (lots C), 10°C (lots M), ou sont soumis aux alternances suivantes de températures, 30°C puis 10°C (lots CM) ou 10°C puis 30°C (lots MC), à des époques et pendant des durées différentes variant de 4 à 28 semaines, la période unitaire de traitement étant de 4 semaines. Les divers lots de bulbes sont ensuite plantés en serre, à 14°-17°C.

Les résultats confirment l'influence favorable d'un traitement à 30°C, appliqué immédiatement après la récolte, sur la différenciation florale ultérieure. Ils montrent le rôle du traitement à basse température (10°C) dans la stimulation de l'élongation des organes aériens et dans l'induction de la bulbification (fig. 3 et 5).

Quand le traitement à basse température est appliqué tôt (lots M), la différenciation florale ne se produit généralement pas. Le bourgeon central du bulbe produit alors des feuilles plus un bulbe-fils (entouré par la base des feuilles) ou seulement un bulbe-fils sans production d'organes aériens si le traitement à 10°C est de longue durée (fig. 5 : lot M_7). La bulbification se manifeste d'autant plus rapidement après plantation que le traitement à 10°C a été long.

Quand la bulbification induite par la température basse se réalise rapidement après plantation ou a déjà commencé en cours de conservation à 10°C, la croissance ultérieure des organes aériens est réduite ou nulle (exemples : lots M_7, C_2M_5 ; fig. 5).

Un passage des bulbes à 30°C peut supprimer l'influence préalable d'un traitement de courte durée à basse température (fig. 7 et 8 : lot M_2C_5). Par contre, si le traitement à basse température est de longue durée, un traitement ultérieur à 30°C ne peut plus empêcher la réalisation plus ou moins complète de la bulbification (fig. 8 : lots M_4C_3, M_5C_2).

L'étude des relations entre la bulbification et la différenciation d'organes aériens conduit à penser que ces deux processus ne peuvent se réaliser simultanément au sein d'un même bourgeon. Le déclenchement de la bulbification semble correspondre à un arrêt de la différenciation de nouveaux organes par le bourgeon. La suppression par un traitement à 30°C de l'induction de la bulbification provoquée par un traitement préalable à 10°C entraîne la poursuite, ou la reprise, de la différenciation d'organes aériens par le bourgeon.

I. — INTRODUCTION

Chez l'Iris bulbeux hollandais (*I.* x *hollandica*) le bulbe est annuel : le bulbe planté disparaît tous les ans après avoir produit des organes aériens et des bulbes-fils. Le développement périodique de cette plante a été étudié par Blaauw (1935), puis par Aoba (1967 et 1968), qui en ont fait des descriptions complètes.

Dans le cycle de production de l'Iris bulbeux, la plantation a lieu en automne (octobre, novembre). La croissance des organes aériens des nouvelles plantes se fait ensuite d'autant plus rapidement que la température de l'hiver est douce. A l'époque de la floraison qui se situe sous les conditions climatiques de l'Ouest de la France en avril-mai, on peut généralement voir deux types de plantes dans un champ d'Iris destiné à la production de bulbes. Si la plante fleurit, les feuilles (au nombre de 6 ou 7) ainsi que la hampe florale sont produites par le bourgeon central du bulbe-mère, tandis que les bourgeons axillaires produisent les bulbes-fils. Si la plante ne fleurit pas, le bourgeon central du bulbe-mère produit généralement 3 feuilles dont la base entoure un bulbe-fils, qui est donc central. A la récolte, en juillet-août, la forme des bulbes-fils principaux indique leur site de formation : bourgeon axillaire le plus interne ou bourgeon central. Dans le premier cas, le bulbe-fils principal a un côté plat (bulbe-fils inséré à la base de la hampe florale et appliqué contre elle), dans le deuxième cas le bulbe-fils principal est rond et est porté par une plante qui n'a pas fleuri. Seul ce dernier type de bulbe possède généralement une valeur commerciale. La maîtrise de la floraison revêt donc une très grosse importance, et les objectifs seront opposés suivant que l'on désire une production de bulbes ou une production de fleurs. Dans le premier cas, il faut obtenir le pourcentage de floraison le plus faible possible, c'est-à-dire le maximum de bulbes-fils ronds. Dans le second cas, c'est évidemment l'inverse, puisque l'objectif est la production de fleurs. Ces données expliquent que de nombreux travaux aient porté sur l'étude des facteurs influençant la floraison de l'Iris bulbeux. Leurs conclusions rapportées notamment par Chouard (1951) et Hartsema (1961), peuvent se résumer comme suit :

Chez l'Iris bulbeux, la floraison dépend d'abord de la taille du bulbe. Il existe une taille critique, variable selon la variété, au-dessous de laquelle la floraison n'est généralement pas possible. La différenciation des ébauches florales se réalise à une température basse ou moyenne (de 7° à 15°C), et ce d'autant mieux que le bulbe a été préalablement conservé à une température plus élevée (supérieure à 20°C). Celle-ci exerce une influence favorable sur la proportion de bulbes aptes à fleurir, après leur mise à température plus basse, et tend donc à favoriser la floraison des bulbes de taille limite ou critique.

Si les bulbes sont placés dès leur récolte à une température basse (5° à 9°C), les bulbes de taille limite tendent à perdre leur aptitude à fleurir.

Les bulbes d'Iris peuvent être conservés pendant un temps plus ou moins long à température relativement élevée (25° à 30°C). Dans ces conditions, la différenciation florale ne se produit pas, mais le bulbe conserve son aptitude à fleurir. De cette façon, il devient possible d'obtenir des floraisons à différentes époques de l'année (Beijer, 1952 ; Hartsema, 1954 ; de Munk, 1966).

Compte tenu de ces résultats, la préparation des bulbes d'Iris pour le forçage (au sens horticole du terme) se caractérise par l'application d'un traitement à température relativement élevée suivi d'une conservation à température plus basse. Les durées d'application et le niveau de ces températures varient selon la période de forçage (de MUNK, 1966). Par ailleurs, pour obtenir une fleur bien épanouie, l'Iris demande à être cultivé sous des conditions de lumière convenables, l'énergie lumineuse devant être suffisante (WASSINK, 1957 ; WASSINK et WASSINK-VAN LUMMEL, 1952 ; HARTSEMA, 1961).

Malgré des exigences différentes pour la bonne réalisation de leur différenciation florale (17-20°C pour la Tulipe ; 9°-13°C pour l'Iris), l'Iris et la Tulipe présentent des préparations au forçage dont les alternances de températures sont comparables : une période à température relativement élevée suivie d'une période à température plus basse. Les résultats d'études effectuées sur la Tulipe (LE NARD et COHAT, 1968 ; LE NARD, 1972) montrent que les températures appliquées au bulbe agissent non seulement sur la différenciation du bourgeon floral et sur les possibilités d'élongation des organes différenciés par ce bourgeon (élongation qui conduit à la floraison), mais interviennent aussi dans le déclenchement de la bulbification, c'est-à-dire dans la transformation des bourgeons en bulbes-fils. Étant donné l'analogie notée ci-dessus entre la préparation au forçage de la Tulipe et celle de l'Iris bulbeux, il a paru intéressant d'étudier chez ce dernier l'influence de diverses séquences de températures, non seulement sur la floraison, mais aussi sur la bulbification.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Deux lots de bulbes (variété « Wedgwood », calibre 9/10, c'est-à-dire 9 à 10 cm de circonférence) récoltés le 17 juillet, sont, après séchage à 20°C, soumis le 24 juillet à diverses séquences de températures élevées (C = 30°C) et de températures basses (M = 10°C) pendant des durées plus ou moins longues (fig. 1). L'ordre des lettres C et M indique l'ordre de succession des températures de conservation et l'indice correspond à la durée de traitement aux températures indiquées par les lettres. La période unitaire de traitement étant de 4 semaines, l'indice 1 correspond à 4 semaines, l'indice 2 à 8 semaines, etc.

En fin de traitement, les bulbes sont plantés dans une serre dont la température est maintenue entre 14° et 17°C. Chaque traitement comprend 48 bulbes : 24 plantes ont fait l'objet de mesures destinées à établir les courbes de croissance, alors que les 24 autres ont servi à contrôler la différenciation florale, l'évolution de la bulbification et l'élongation de la hampe florale.

Les courbes de croissance sont construites en prenant toujours le point le plus haut de la plante, qui peut être soit l'extrémité d'une feuille, soit le sommet de la hampe florale.

III. — RÉSULTATS

A. — *Influence d'une conservation continue à 30°C*

Les bulbes conservés à 30°C (lots C) donnent des plantes dont les croissances sont très semblables, quelle que soit la durée du traitement à 30°C. Ce fait est illustré pour 3 lots sur la figure 2.

La floraison des plantes des lots C a été normale, indiquant que la différenciation florale qui ne se fait pas à 30°C, peut se réaliser ensuite à 14°-17°C. La floraison a été

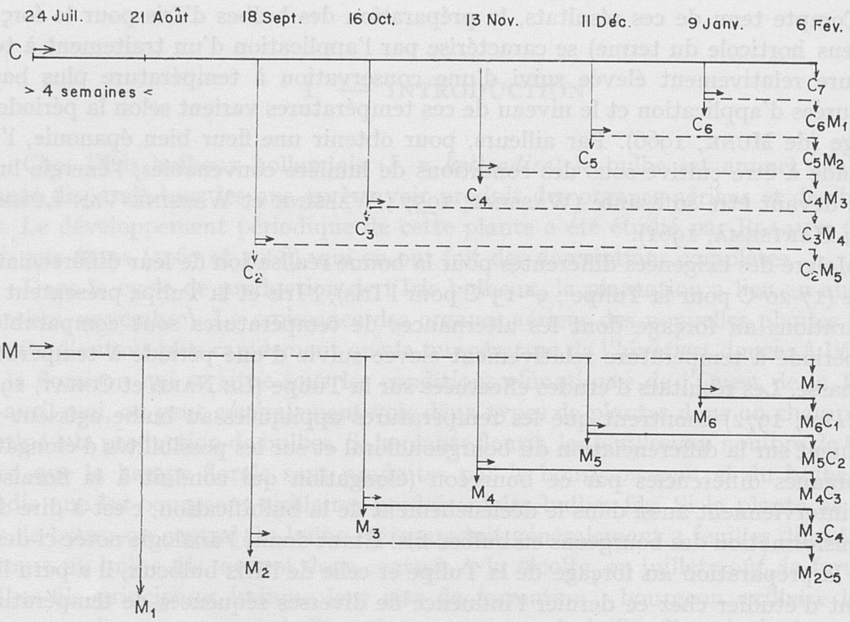


Fig. 1. — *Protocole expérimental : températures appliquées aux bulbes d'Iris*

——— C = 30°C
– – – M = 10°C
→ Changement de température
↓ Plantation

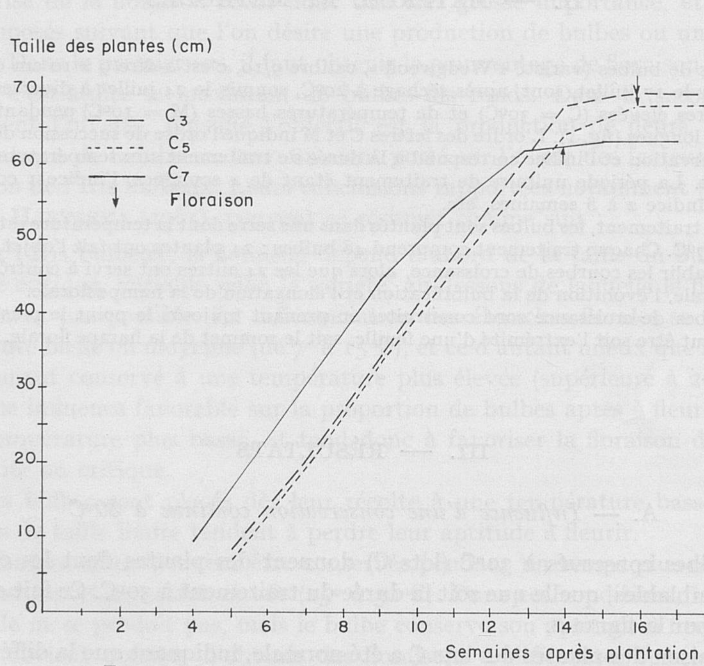


Fig. 2. — *Croissance des plantes issues de bulbes conservés à 30°C pendant 12, 20 et 28 semaines avant plantation* (lots C_3, C_5 et C_7)

observée dans un délai de 16 à 14 semaines après plantation : 16 semaines pour les lots C_2, C_3, C_4 et C_5, 15 semaines pour C_6 et 14 semaines pour C_7. La prolongation jusqu'à 28 semaines du traitement à 30°C ne paraît donc avoir que peu d'influence sur la durée du délai plantation-floraison .Une bulbification nette (bulbe-fils principal : 6 à 8 mm de diamètre) n'est visible qu'au moment de la floraison.

B. — *Action d'une conservation à 10°C appliquée après un traitement à 30°C*

Plus la durée du traitement des bulbes à 10°C est longue, après un passage à 30°C, plus la croissance ultérieure des plantes est précoce et de courte durée (fig. 3). La longueur finale des feuilles est aussi de plus en plus réduite (fig. 4). L'élongation de la hampe florale et par suite la floraison sont plus précoces quand la conservation

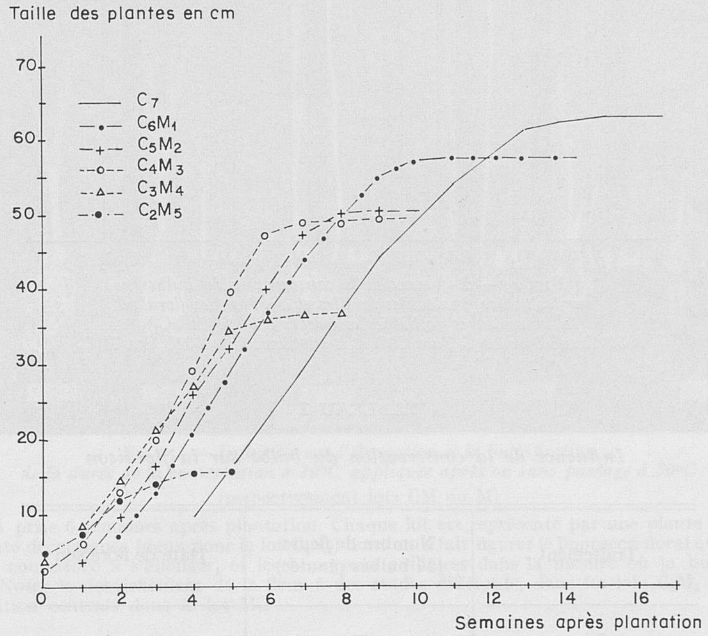


FIG. 3. — *Croissance des plantes issues de bulbes conservés à 30°C* (lot C_7) *ou à 30°C suivi de 10°C* (lots CM)

à 10°C se prolonge de 0 à 12 semaines (tabl. 1, fig. 5). La taille finale de la hampe florale n'est pratiquement pas différente après 4 ou 12 semaines de conservation à 10°C (fig. 4, lots C_6M_1, C_5M_2 et C_4M_3). Au-delà de 12 semaines de traitement (lots C_3M_4 et C_2M_5), l'élongation de la hampe florale et par suite la floraison sont réduites ou nulles (tabl. 1, fig. 4 et 5).

Des dissections effectuées au moment de la plantation et en cours de végétation ont permis de vérifier que la différenciation florale s'est produite dans tous les lots CM. Cependant dans le lot C_3M_4, seules 8 fleurs sur 24 se sont épanouies. Les autres ont avorté (desséchement des organes floraux), bien que la hampe florale ait manifesté une certaine élongation (fig. 5). Dans le lot C_2M_5, l'avortement est général et l'élongation de la hampe florale est pratiquement nulle (fig. 5). Il apparaît donc que la

conservation à 10°C exerce dans un premier temps une influence favorable sur la floraison, qui devient plus précoce (lots C_6M_1, C_5M_2 et C_4M_3), mais par la suite, si le traitement à 10°C se prolonge, l'avortement des fleurs s'observe (C_3M_4 et C_2M_5).

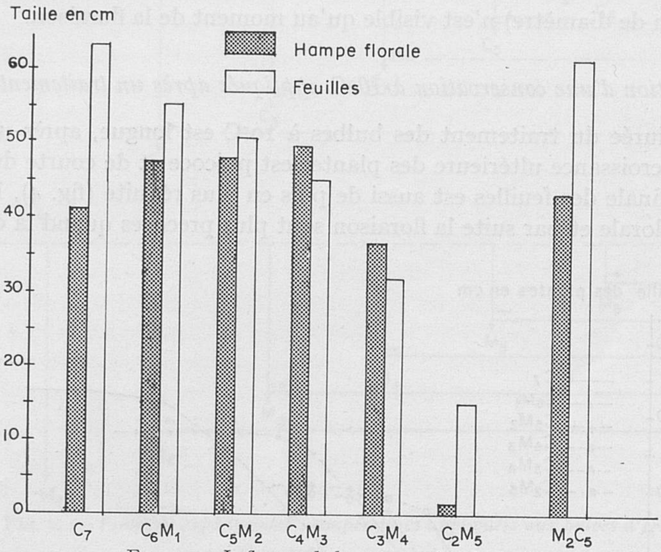


FIG. 4. — *Influence de la conservation du bulbe sur les tailles finales des feuilles et des hampes florales. Plantes issues de bulbes conservés à 30°C* (lot C_7), *à 30°C suivi de 10°C* (lots CM) *et à 10°C suivi de 30°C* (lot M_2C_5)

TABLEAU I

Influence de la conservation du bulbe sur la floraison

Traitement	Nombre de fleurs (24 bulbes plantés)	Date de floraison
C_7	24	14 mai
C_6M_1	24	24 avril
C_5M_2	24	10 avril
C_4M_3	24	27 mars
C_3M_4	8	20 mars
C_2M_5	0	—

Lors de leur plantation, les lots C_2M_5 et C_3M_4 présentent une bulbification nette (bulbes-fils principaux, 7 mm et 4 mm de diamètre respectivement). Après plantation, cette bulbification va se poursuivre, tout comme elle va se manifester plus tard dans les autres lots. La bulbification se déclenche cependant d'autant plus tôt et est d'autant plus nette à une date donnée, que la conservation à 10°C a été prolongée (fig. 5). Ce traitement stimule donc la bulbification ultérieure, bulbification qui peut même se produire à 10°C avant plantation. Par contre, pendant une conser-

vation continue à 30°C, même très prolongée, la bulbification ne se manifeste pas. Il apparait donc que celle-ci est induite par un traitement à basse température (10°C dans le cas présent). Plus ce traitement est prolongé, et plus l'induction est forte, c'est-à-dire plus la bulbification se réalise rapidement après plantation (fig. 5).

Il faut noter enfin que les lots qui présentent une bulbification lors de leur plantation manifestent une mauvaise croissance (lots C_2M_5 et C_3M_4).

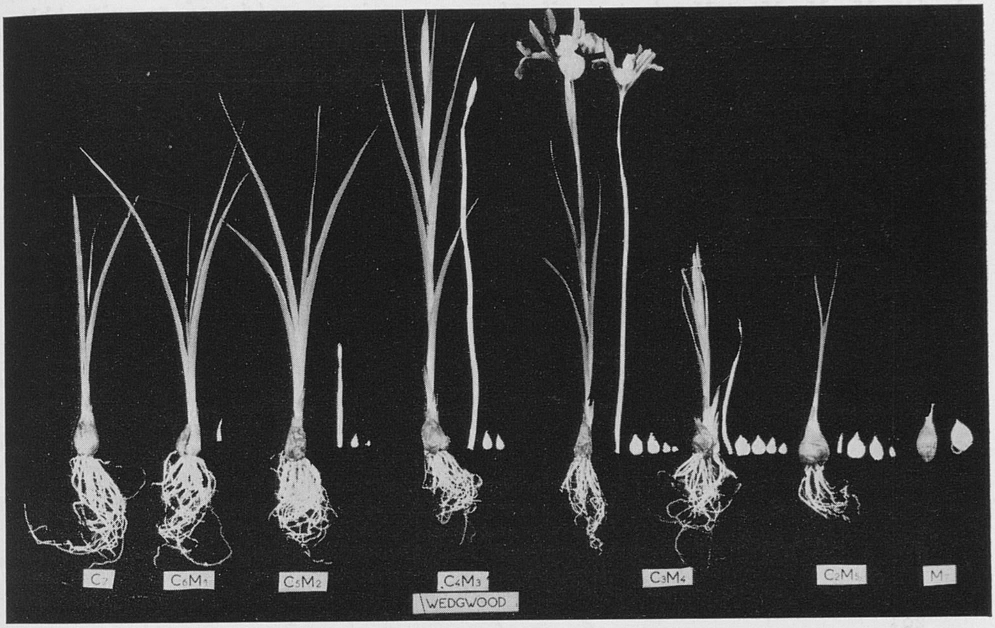


FIG. 5. — *Influence sur l'élongation et la bulbification de la durée de la conservation à 10°C appliquée après ou sans passage à 30°C* (respectivement lots CM ou M)

Photographie prise 6 semaines après plantation. Chaque lot est représenté par une plante entière et par une plante décortiquée (deux pour le lot C_3M_4) dont on a fait figurer le bourgeon floral quand la hampe florale a commencé à s'allonger, et les bourgeons axillaires dans la mesure où la bulbification est visible. Noter le dessèchement de la fleur à des stades différents, dans les lots C_3M_4 et C_2M_5, et la bulbification centrale dans le lot M_7.

C. — *Influence d'une conservation continue à 10°C*

Seuls les lots M_1, M_2 et M_3 ont produit des organes aériens dont l'élongation est d'autant plus précoce et réduite que le traitement à 10°C est long (fig. 6). Dans le lot M_1, seules trois plantes ont fleuri. Les autres plantes, tout comme celles des lots M_2 et M_3, possèdent au maximum trois feuilles. Chez ces plantes, ainsi que dans les bulbes des lots M_4, M_5, M_6 et M_7, l'absence de différenciation florale a été vérifiée. De ce fait, la bulbification est centrale et non pas axillaire (cf. fig. 5, lot M_7).

Après plantation, une bulbification déjà avancée (bulbe-fils central d'un diamètre avoisinant 10 mm) est visible au bout de 16 semaines dans le lot M_1, au bout de 10 semaines dans le lot M_2 et au bout de 6 semaines dans le lot M_3. Dans le lot M_4, une bulbification d'une telle importance est visible 3 semaines après plantation, mais elle se manifeste en l'absence de production d'organes aériens, c'est-à-dire que le

bourgeon central produit directement un bulbe-fils (les organes qui produisent normalement les feuilles engainantes constituant les tuniques membraneuses de ces bulbes-fils). Chez les bulbes des lots M_5 et M_6, la bulbification du bourgeon central, sans production d'organes aériens, est déjà visible à la fin du traitement à 10°C, c'est-à-dire au moment de la plantation. Au bout de 28 semaines de traitement à 10°C (lot M_7), la bulbification est même pratiquement terminée, c'est-à-dire que les écailles des bulbes-mères se sont vidées au profit des bulbes-fils et sont sèches. Les bulbes des lots M_4, M_5, M_6 et M_7 n'ont manifesté aucune croissance aérienne, ce qui semble indiquer que celle-ci n'est plus possible si la bulbification se déclenche très rapidement après plantation (M_4), ou si elle s'est déjà produite pendant la conservation du bulbe (M_5, M_6 et M_7).

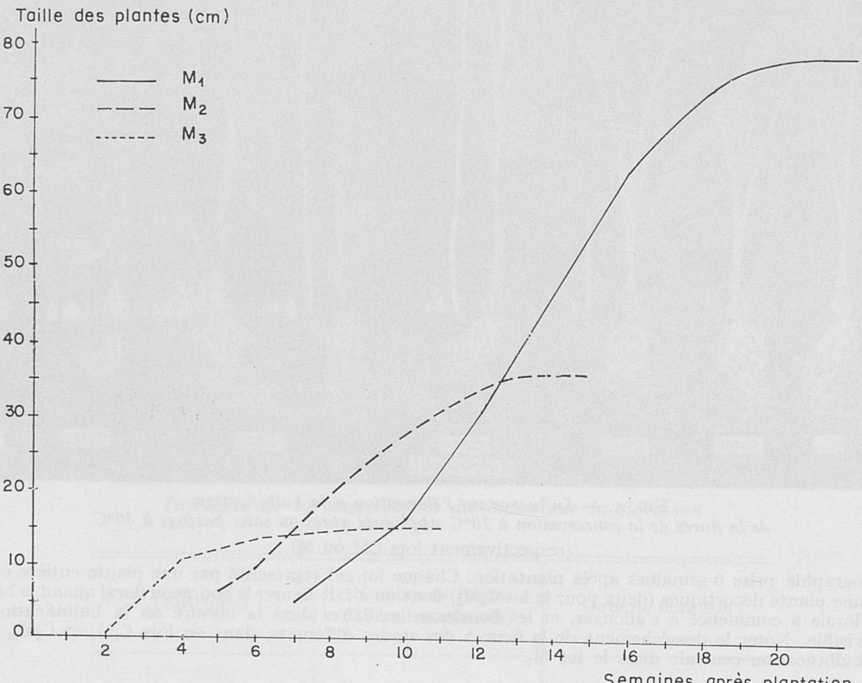


FIG. 6. — *Croissance des plantes issues de bulbes conservés à 10°C pendant 4, 8 ou 12 semaines* (respectivement lots M_1, M_2 et M_3)

En l'absence d'un passage préalable à 30°C, il apparaît donc qu'un traitement des bulbes à 10°C entraîne la réduction puis la suppression de la production d'organes aériens quand le traitement se prolonge. Simultanément, ce traitement à 10°C induit la bulbification du bourgeon central (absence de différenciation florale), bulbification qui se réalise d'autant plus rapidement après plantation que le traitement à 10°C a été long.

D. — *Action d'une conservation à 30°C appliquée après un traitement à 10°C*

Des dissections de bulbes effectuées lors de la plantation ont permis de faire un certain nombre d'observations. Les bulbes des lots M_6C_1, M_5C_2, et à un degré moindre ceux du lot M_4C_3, présentent une bulbification du bourgeon central prati-

quement complète, c'est-à-dire une bulbification qui a entraîné le dessèchement complet des écailles du bulbe-mère. Chez ces bulbes, la bulbification s'est manifestée en l'absence de production d'organes aériens par le bourgeon central. Les bulbes du lot M_3C_4 présentent un début de bulbification qui se caractérise par un épaississement net des premiers primordia qui normalement produisent des feuilles. La différenciation florale n'est pas visible chez ces bulbes. Par contre, les bulbes du lot M_2C_5 ne présentent ni bulbification, ni d'ailleurs une différenciation florale visible. Leur aspect est identique à celui des bulbes continuellement conservés à 30°C (lot C_7).

Après plantation, seuls les lots M_2C_5 et M_3C_4 manifestent une croissance aérienne (fig. 7).

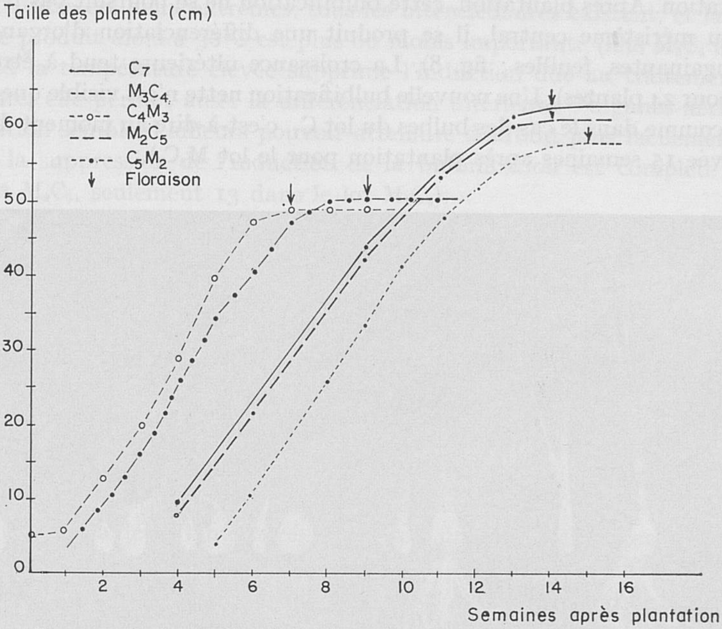


FIG. 7. — *Croissance des plantes issues de bulbes conservés à 30°C* (lot C_7), *ou placés à 10°C pendant 8 et 12 semaines avant ou après passage à 30°C* (respectivement lots M_2C_5 et M_3C_4 d'une part, lots C_5M_2 et C_4M_3 d'autre part)

La comparaison des comportements des bulbes des lots M_2C_5, C_5M_2 et M_2 (bulbes qui ont subi des traitements de durées identiques à 10°C) permet de faire les constatations suivantes : la stimulation de l'élongation et l'induction de la bulbification provoquées par le traitement à 10°C, et que l'on observe dans le lot C_5M_2 (fig. 5 et 7), ne se manifestent pas dans le lot M_2C_5. Par contre, dans ce lot la floraison est normale, alors que dans le lot M_2 aucune plante ne fleurit. En fait, les bulbes du lot M_2C_5 se comportent exactement comme ceux du lot C_7. Les bulbes de ces deux lots produisent des plantes dont les courbes de croissance et les croissances finales sont identiques (fig. 7 et 4). Toutes ces observations indiquent que les bulbes du lot M_2C_5 se comportent comme s'ils n'avaient jamais subi l'action d'un traitement à 10°C. Il apparaît en particulier que dans le cas du lot M_2C_5, le passage des bulbes à 30°C a supprimé l'influence du traitement à 10°C sur la bulbification, mais a permis à la différenciation florale, et par suite à la floraison de se réaliser (comparaison des lots M_2 et M_2C_5).

Si l'on compare les comportements des lots M_3C_4, C_4M_3 et M_3 dont les durées de conservation à 10°C sont identiques, on constate aussi que les bulbes du lot M_3C_4 ne manifestent ni de stimulation d'élongation (cf. fig. 7) ni de bulbification rapide comme les bulbes des lots C_4M_3 et M_3. Les bulbes du lot M_3C_4 fournissent des plantes dont la croissance est aussi comparable à celle des plantes produites par les bulbes du lot C_7 (fig. 7), c'est-à-dire comparable à la croissance de plantes issues de bulbes n'ayant jamais été conservés à basse température.

Le comportement des bulbes du lot M_3C_4 présente une autre particularité. Il a été signalé précédemment que ces bulbes manifestent un début de bulbification (épaississement net de primordia qui donnent normalement des feuilles) au moment de la plantation. Après plantation, cette bulbification ne se poursuit pas. Par contre, à partir du méristème central, il se produit une différenciation d'organes aériens (feuilles engainantes, feuilles ; fig. 8). La croissance ultérieure tend à être normale (13 fleurs pour 24 plantes). Une nouvelle bulbification nette n'est visible que beaucoup plus tard, comme dans le cas des bulbes du lot C_7, c'est-à-dire au moment de la floraison (observée 15 semaines après plantation pour le lot M_3C_4).

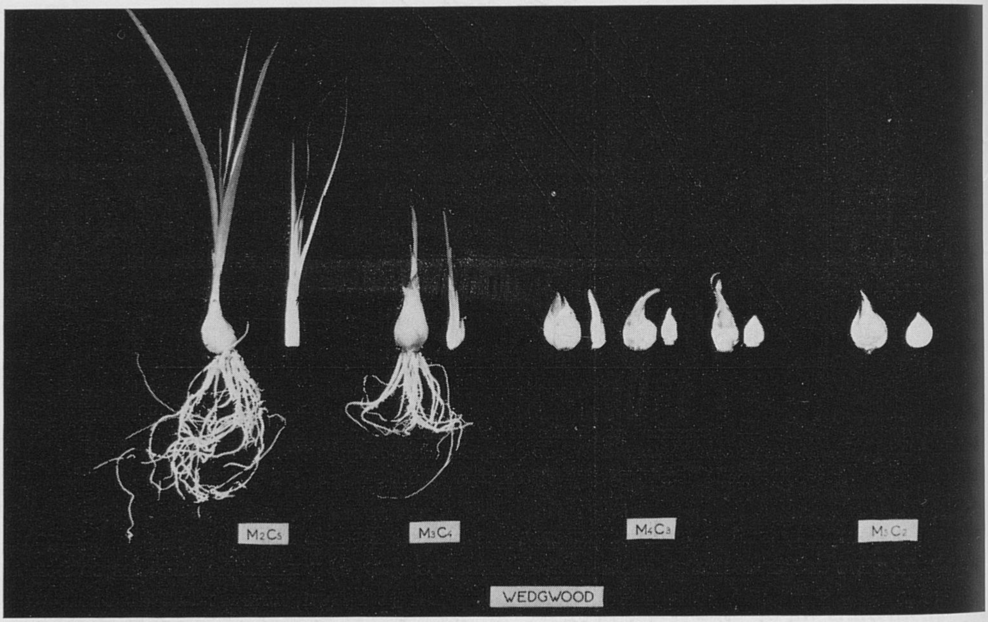


FIG. 8. — *Différenciation d'organes aériens ou bulbification dans les bulbes maintenus pendant des durées variables à 10°C avant d'être placés à 30°C.*

Photographie prise 6 semaines après plantation
Noter le début de bulbification (base du bourgeon central renflée) dans le lot M_3C_4, et les stades intermédiaires entre M_3C_4 et M_5C_2 visibles dans M_4C_3

La présence d'une bulbification complète, lors de la plantation, dans les bulbes des lots M_5C_2 et M_6C_1, indique que la bulbification peut se réaliser à 30°C si elle a été suffisamment induite auparavant. Après plantation, les bulbes des lots M_5C_2 et M_6C_1 n'ont produit aucun organe aérien (fig. 8).

Le comportement du lot M_4C_3 est intermédiaire entre celui du lot M_3C_4 d'une part,

et celui des lots M_5C_2 et M_6C_1 d'autre part. Chez trois bulbes du lot M_4C_3, la bulbification ne s'est pas poursuivie après plantation, et une différenciation d'organes aériens a alors été observée. Cette différenciation est toutefois plus tardive que dans le lot M_3C_4, comme le montre la figure 8 (cf. bourgeon de gauche du lot M_4C_3). Tous les autres bulbes du lot M_4C_3 n'ont produit que des bulbes-fils, sans émission d'organes aériens (fig. 8).

Toutes ces observations indiquent que l'induction due au traitement à 10°C est supprimée d'autant plus facilement qu'elle est faible (conservation de courte durée à basse température ; ex. lot M_2C_5). Si la conservation à 10°C est longue (lots M_5C_2 et M_6C_1), un traitement ultérieur à 30°C ne peut plus empêcher la réalisation de la bulbification. Entre ces deux extrêmes, tous les intermédiaires existent, et la bulbification qui se produit alors à 30°C est plus ou moins importante (lots M_3C_4 et M_4C_3).

Quand la température élevée supprime l'induction due au traitement à basse température, elle permet aussi la différenciation ultérieure d'organes aériens. Cette différenciation semble d'ailleurs pouvoir atteindre d'autant plus facilement le stade floral que la suppression de l'induction de la bulbification est complète (24 fleurs dans le lot M_2C_5, seulement 13 dans le lot M_3C_4).

Comme dans le cas des lots CM et M, les bulbes qui présentent une bulbification nette lors de leur plantation (lots M_4C_3, M_5C_2 et M_6C_1) ne manifestent pas de croissance aérienne.

IV. — DISCUSSION. CONCLUSIONS

Les présents résultats mettent en évidence le rôle d'un traitement à basse température (10°C) dans la stimulation de l'élongation des organes aériens et dans l'induction de la bulbification chez l'Iris bulbeux hollandais, variété « Wedgwood ». Ils confirment par ailleurs l'influence favorable d'un traitement à température élevée (30°C) appliqué immédiatement après la récolte, sur la différenciation florale ultérieure. Celle-ci a en effet été observée dans tous les cas où la conservation à 30°C précède le passage des bulbes à 10°C (lots CM). Par contre, si le traitement à basse température est appliqué dans les jours qui suivent la récolte des bulbes (lots M), la différenciation florale ne se réalise généralement pas et le bourgeon central du bulbe-mère donne, soit des feuilles plus un bulbe-fils (entouré par la base des feuilles), soit, si la conservation à basse température excède 12 semaines, un bulbe-fils en l'absence de tout organe aérien.

Après une conservation des bulbes à 30°C, un traitement à 10°C n'excédant pas 12 semaines stimule l'élongation de la hampe florale et en conséquence hâte la floraison (fig. 3 et 5, tabl. 1). Si le traitement à 10°C se prolonge au-delà de 12 semaines, l'élongation des organes aériens est d'abord rapide mais réduite, puis tend à devenir nulle (fig. 3 et 5) et la fleur, bien que toujours présente,ne s'épanouit pas dans tous les cas (avortement fréquent). Il faut signaler par ailleurs qu'à une croissance rapide des organes aériens correspond une réduction de la taille finale des feuilles (fig. 4), fait déjà observé par d'autres auteurs (KAMERBEEK et BEIJER, 1964 ; WALLA et KRISTOFFERSEN, 1969 ; KIMURA et STUART, 1972). Notons au passage que la longueur des feuilles est un critère important de la qualité : les plantes les plus appréciées sont celles dont le sommet des feuilles ne dépasse pas le bouton floral.

Appliquée après ou sans traitement préalable à 30°C, une conservation de plus en plus longue à 10°C entraîne toujours une manifestation de plus en plus rapide de la bulbification après la plantation des bulbes, ce qui traduit l'existence d'une induction de la bulbification de plus en plus importante. Il arrive même que la bulbification se déclenche au cours de la conservation à 10°C (ex. : lots C_3M_4, C_2M_5, M_5, M_6 et M_7). Dans ce cas, comme dans le cas où la bulbification se manifeste rapidement après plantation (lot M_4), la croissance aérienne des plantes-filles est réduite ou nulle. Chez l'Iris bulbeux, comme chez la Tulipe (LE NARD et COHAT, 1968), il apparaît donc que l'élongation des organes aériens sera limitée ou nulle si elle ne peut commencer à se réaliser avant ou en même temps que la bulbification. Ceci explique pourquoi dans la nature il n'est pas observé de bulbification en l'absence d'émission d'organes aériens. En effet, après la maturité de la plante-mère, les bulbes subissent les températures élevées de l'été qui induisent la différenciation des organes aériens, puis les températures moyennes et basses de l'automne et de l'hiver qui permettent la différenciation des organes aériens et l'enracinement. La croissance peut alors se manifester et devient surtout active au printemps quand la température s'élève.

Si le traitement à basse température permet un déclenchement plus précoce de la bulbification, ceci ne veut pas dire que la croissance (grossissement) finale des bulbes-fils sera supérieure par la suite. Nos essais (résultats non publiés) ainsi que des travaux réalisés par HARTSEMA (1954) aux Pays-Bas, HALEVY *et al.* (1964) en Israël, indiquent, au contraire, que la conservation des bulbes de semence à basse température exerce une influence défavorable sur le rendement final en bulbes-fils. Ce fait est probablement dû en partie, à la réduction de la période de croissance et à la réduction du volume foliaire qu'entraîne le traitement à basse température.

Quand le bulbe subit l'action d'une température élevée (lots C) où les actions successives d'une température élevée, puis d'une température basse (lots CM), son bourgeon central différencie généralement 6 feuilles, 2 spathes et une fleur. Par contre chez un bulbe continuellement conservé à 10°C (lots M), le nombre d'organes aériens produit par le bourgeon central est généralement limité à 3 feuilles au maximum. Le nombre d'organes aériens peut même être nul si la conservation à 10°C se prolonge (absence d'organes aériens à partir du lot M_4), le bourgeon central donnant directement naissance à un bulbe-fils dont le nombre d'écailles charnues est de l'ordre de 3. En même temps que la réduction du nombre d'organes aériens, on observe chez les lots M le déclenchement de plus en plus rapide de la bulbification après plantation, quand elle ne s'est pas déjà produite pendant la conservation à 10°C.

Chez l'Iris, comme chez la Tulipe (LE NARD et COHAT, 1968 ; LE NARD, 1972), le passage des bulbes à 30°C peut supprimer l'influence préalable d'un traitement de courte durée à basse température (lot M_2C_5). A la suite d'un tel traitement, le bourgeon central du bulbe produit normalement des feuilles et une fleur. Quand la bulbification induite par une conservation suffisamment longue à basse température peut commencer à se réaliser à 30°C, mais s'arrête avant d'entraîner le dessèchement complet des écailles du bulbe-mère (ex. lot M_3C_4), on observe ensuite une nouvelle différenciation d'organes aériens par le bourgeon central.

A un arrêt de la bulbification fait donc suite ici une reprise de la différenciation d'organes au sein du bourgeon qui avait commencé à bulbifier. Une telle reprise ne s'observe pas si le traitement à 30°C est appliqué après une trop longue conservation

du bulbe à 10°C. Dans ce cas, le grossissement du bulbe-fils produit par le bourgeon central se continue à 30°C et entraîne le dessèchement complet des écailles du bulbe-mère (lots M_5C_2, M_6C_1). L'ensemble de ces observations tend à montrer que la bulbification d'une part, et la différenciation d'organes d'autre part, apparaissent comme deux phénomènes qui ne peuvent se réaliser simultanément au sein d'un même bourgeon.

Les résultats obtenus, très comparables à ceux obtenus chez la Tulipe (LE NARD et COHAT, 1968 ; LE NARD, 1972), suggèrent que, chez l'Iris bulbeux, les températures élevées (30°C) et les températures basses (10°C) induisent deux processus qui se réalisent successivement au sein des bourgeons au cours du cycle du bulbe. Les températures élevées induisent une différenciation d'organes qui se réalise ensuite à une température moyenne (14°-17°C) à basse. Les températures basses, nécessaires à la stimulation de l'élongation ultérieure des organes aériens, induisent la bulbification. Le déclenchement de la bulbification semble correspondre à un arrêt de la différenciation de nouveaux organes au sein d'un bourgeon. Ainsi, suivant le degré de différenciation atteint par le bourgeon central au moment du déclenchement de la bulbification, celle-ci sera centrale ou axillaire.

Ces résultats soulignent l'importance fondamentale de la succession d'une température élevée puis d'une température basse dans la préparation des bulbes pour le forçage. La mise au point de méthodes de préparation nécessite de mieux définir les durées d'application et le niveau des températures en fonction des conditions de milieu du lieu de production du bulbe, de la variété, du calibre du bulbe, de la date de plantation en serre et des conditions de forçage en serre. La méthode idéale de préparation doit permettre d'obtenir avec certitude et dans les meilleurs délais, un pourcentage très élevé de floraison et des fleurs répondant aux critères commerciaux de qualité.

Reçu pour publication en décembre 1973.

SUMMARY

EFFECT OF BULB STORAGE TEMPERATURE ON THE DIFFERENTIATION AND ELONGATION OF THE AERIAL ORGANS AND BULBING IN THE DUTCH BULBOUS IRIS CV. « WEDGWOOD »

Bulbs of Iris CV. « Wedgwood » (size 9-10 cm) are stored at a constant temperature of 30°C (samples C) and 10°C (samples M) or are subjected to the following temperatures : 30°C followed by 10°C (samples CM) or 10°C followed by 30°C (samples MC) at different times and for different durations varying from 4 to 28 weeks, the unit-period of treatment being 4 weeks. The various samples of bulbs are then planted under glass at 14°-17°C.

The results bear out the favourable effect of treatment at 30°C, applied immediately after lifting, on subsequent floral differentiation. The role of low temperature treatment (10°C) in the stimulation of the elongation of aerial organs and in the induction of bulbing (fig. 3 and 5) is shown.

When low temperature treatment is applied early (samples M), floral differenctiation does not generally take place ; the central bud of the bulb produces leaves plus a daughter-bulb (enclosed in the base of the leaves) or a daughter-bulb only, without production of aerial organs, if treatment at 10°C is of long duration. (Cf. fig. 5 : sample M_7). The longer the treatment at 10°C the sooner the appearance of bulbing after planting.

When bulbing induced by low temperature, takes place rapidly after planting or has already began during storage at 10°C, the subsequent growth of aerial organs is reduced or non-existent (examples : samples M_7, C_2M_5 ; cf. fig. 5).

Change of temperature to 30°C can suppress the previous effect on the bulbs of short duration treatment at low temperature (cf. fig. 7 and 8 : sample M_2C_5). On the other hand, if low temperature treatment is of long duration, further treatment at 30°C can no longer prevent more or less complete bulbing (cf. fig. 8 : samples M_4C_3, M_5C_2).

The study of relationships between bulbing and differentiation of aerial organs leads one to think that these two processes cannot occur simultaneously in one bud. The start of bulbing appears to correspond with a stop of differenciation of new organs by the bud. Suppression, by treatment at 30°C, of the induction of bulbing brought about by previous 10°C treatment, produces as a consequence, the resumption of differentiation of aerial organs by the bud.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AOBA T., 1967. Studies on bulb formation of bulbous-iris plant. I. On process of bulb formation and structural state of bulb. *Bull. Yamagata Univ.* (*Agric. Sci.*), **5**, 111-120.

AOBA T., 1968. Studies on bulb formation of bulbous-iris plant. II. Relationship between the number of foliage-leaves and bulb-and flower-formation in bulbous iris. *Bull. Yamagata Univ.* (*Agic. Sci.*), **5**, 3, 231-244.

BEIJER J. J., 1952. Experiments on the retardation of dutch irises. *Acta bot. neerl.*, **1**, 268-286.

BLAAUW A. H., 1935. De periodieke ontwikkeling van een bol-iris (*Iris xiphium praecox* « Imperator »). *Verh. K. Akad. Wet.* (Sectie 2), **34**, 3, 1-90.

CHOUARD P., 1951. Dormances et inhibitions des graines et des bourgeons. Préparation au forçage. Thermopériodisme. *Cours du C. A. M.*, C. D. U., Paris.

HALEVY A. H., SHOUB J., RAKATJ-AAYALON D., 1964. The effects of storage temperature and growing conditions on intermediate size bulbs of Wedgwood Iris. *Israel J. agric. Res.*, **14**, 1, 11-17.

HARTSEMA A. M., 1954. Storage of bulbs. *Bull. Inst. intern. du Froid, Annexe* 1, 115-121.

HARTSEMA A. M., 1961. Influence of temperatures on flower formation and flowering of bulbous and tuberous plants. *Handb. der Pflanzenphysiol.*, **16**, 123-167, W. Ruhland (ed.) Springer Verlag, Berlin.

KAMERBEEK G. A., BEIJER J. J., 1964. Vroege bloei van iris « Wedgwood ». *Meded. Dir. Tuinb.*, **27**, 598-604.

KIMURA Y., STUART N. W., 1972. Exponential nature of heat exposure duration relative to temperature change in the curing and flowering of bulbous iris. *J. amer. Soc. hort. Sci.*, **97**, 3, 424-427.

LE NARD M., 1972. Incidence de séquences de hautes et basses températures sur la différenciation des bourgeons, l'enracinement et la bulbification chez la Tulipe. *Ann. Amélior. Plantes*, **22**, 1, 39-59.

LE NARD M., COHAT J., 1968. Influence des températures de conservation des bulbes sur l'élongation, la floraison et la bulbification de la Tulipe (*Tulipa gesneriana* L.). *Ann. Amélior. Plantes*, **18**, 2, 181-215.

MUNK (de) W. J., 1966. All year round culture of dutch irises. *Ann. Rept. Jersey Bulb and Flower Grower Assoc.*, St John, Jersey.

WALLA I., KRISTOFFERSEN T., 1969. Some factors affecting the results of early forcing of *Iris* × *hollandica* « Wedgwood ». *Acta hortic.*, **14**, 187-194.

WASSINK E. C., 1957. The study of plant growth in controlled environment. in *Control of Plant Environment* : pages 36-57 ; Ed. by J. P. HUDSON, Butterworths Scientific Publications, London.

WASSINK E.C., WASSINK-VAN LUMMEL L. E. A., 1952. The action of light intensity and night temperature on flowering of bulbous irises (Wedgwood) and Tulips. *Rep.* 13[e] *intern. Hort. Cong.* 1952, **2** 969-981.

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (3), 279-286.

INFLUENCE DE FACTEURS HÉRÉDITAIRES SUR LA RÉSISTANCE APPARENTE DU TOURNESOL A *SCLEROTINIA SCLEROTIORUM*

P. LECLERCQ

Station d'Amélioration des Plantes,
Domaine de Crouelle, I. N. R. A.,
63100 Clermont Ferrand

RÉSUMÉ

Il y a une régression significative entre hauteur de la plante et fréquence du *Sclerotinia* chez le Tournesol, les variétés les plus atteintes étant les plus basses. Cette liaison concerne plus la taille absolue que l'émergence (taille d'une variété par rapport aux parcelles voisines).

Cependant, une fois éliminée l'influence de la taille, il subsiste des différences significatives entre les hybrides et entre parents, ce qui laisse espérer qu'on puisse obtenir des variétés courtes relativement tolérantes au Sclérotinia.

IMPORTANCE DU SCLÉROTINIA POUR LA CULTURE DU TOURNESOL EN FRANCE

Le Sclérotinia (*Sclerotinia sclerotiorum* LIB.) attaque, en France, le Tournesol en végétation, surtout au niveau des capitules. Les zones de pourriture blanche commencent à être visibles un mois avant la récolte (par exemple à partir de la 3e semaine d'août généralement à Clermont Ferrand). La contamination est causée par les ascospores, alors que l'attaque sur tiges en début de végétation, peu importante en France, prédominante ailleurs (Canada), peut venir soit du mycelium issu directement des sclérotes (attaques au collet), soit d'ascospores (attaques au-dessus du niveau du sol). Les capitules les plus atteints ont perdu toutes leurs graines et ne conservent plus qu'un faisceau de fibres disjointes à l'extrémité de la tige. A un stade moins avancé, les graines (botaniquement fruits) restent en place, mais les amandes sont détruites par le champignon, à l'exception parfois d'une petite quantité d'huile qui subsiste seule à l'intérieur de la coque. Dans les deux cas ci-dessus, le capitule concerné aura un rendement utile nul.

Au Nord de la zone de culture du Tournesol (Haut-Rhin, Seine-et-Oise), la maladie cause de graves dégâts dès la première année de culture, ce qui donne à penser que le champignon vient alors d'autres espèces végétales et que les conditions extérieures sont très favorables. Dans la zone centrale de l'aire du Tournesol (Cher, Puy-de-Dôme), la maladie ne devient importante qu'après un certain nombre d'années de culture (3 à 4 fois, tous les 2 ans sur le même terrain, en considérant également le Colza comme une culture infectante). Dans la zone méridionale (Drôme, Gers) la maladie n'est pas importante économiquement et la culture du Tournesol tous les 2 ans s'y est poursuivie pendant longtemps sans inconvénient (jusqu'à l'apparition récente du Mildiou).

ESTIMATION DES PERTES DE RENDEMENT DUES A LA MALADIE

Dans un essai de 20 variétés implanté à Colmar en 1972, nous avons constaté qu'il y avait un lien statistique entre le rendement en grain (y) et le pourcentage de pieds atteints par le Sclérotinia (x) (effectif observé = 240 plantes par variété).

$$y = -0{,}22\,x + 26{,}4$$

F de la régression = 8,78

(hautement significatif : $P < 0{,}01$)

Dans le même essai, pour *Botrytis cinerea* PERS., autre maladie qui attaque également le capitule et dont le pourcentage d'attaque z était 2 fois plus élevé que celui du Sclérotinia.

$$(\bar{z} = 33{,}3 \qquad \bar{x} = 16{,}7)$$

on n'a mis en évidence aucun lien avec le rendement (F de la régression de y en z = 1,23 non significatif : $P > 0{,}05$).

On peut expliquer cette différence entre x et z, quant au lien statistique avec y, par le fait, d'observation courante, que les taches de Botrytis restent parfois à la surface du capitule sans nuire au rendement, alors que l'attaque de Sclerotinia atteint presque toujours les grains.

Dans l'essai concerné, une augmentation de 5 points du pourcentage de Sclérotinia diminuait le rendement de 1,10 q/ha. La perte moyenne due à cette maladie sur l'essai était de 3,7 q/ha ($0{,}22 \times \bar{x} = 0{,}22 \times 16{,}75 = 3{,}7$) soit 14 p. 100 du rendement potentiel de 26,4 q qui aurait pu être obtenu en l'absence de Sclérotinia.

Le rendement en fonction du pourcentage de Sclérotinia paraît valablement représenté par une droite, puisqu'à la curvilinéarité (courbe du 2e degré de y en x) n'est attachée qu'une probabilité supérieure à 0,05 (F = 0,51). Notons ici qu'on peut utiliser les pourcentages non transformés puisqu'il n'est nul besoin que les variables d'une régression soient distribuées normalement.

POURCENTAGE DE SCLÉROTINIA, TAILLE ET PRÉCOCITÉ

De certaines observations non chiffrées, il résultait l'impression générale que les variétés les plus hautes présentaient les pourcentages les plus bas de Sclérotinia sur capitules. Nous avons voulu vérifier cette liaison.

Si y = pourcentage de pieds atteints de Sclérotinia
x = taille en mètres sous le capitule

on a une régression significative à Colmar qui s'écrit :

$$y = -30{,}2\,x + 78{,}1$$
$$(F = 8{,}98 : P < 0{,}01).$$

S'il doit y avoir une relation de cause à effet entre les 2 variables, c'est évidemment la taille x (fixée dès la floraison) qui détermine y, le pourcentage de Sclérotinia (observable un mois après la floraison) et non l'inverse.

De même à Artonne, dans le Puy-de-Dôme, en 1972, sur 168 variétés :

$$y = -36{,}2\,x + 89{,}1$$
$$(F = 67{,}6 : P < 0{,}01).$$

L'ensemble des 20 variétés de Colmar et l'ensemble des 168 variétés d'Artonne n'avaient en commun que 4 variétés.

Les variétés les plus hautes étant généralement plus tardives, il fallait vérifier si le lien statistique entre taille et Sclérotinia n'était pas explicable entièrement par le niveau de précocité.

Nous avons donc calculé la régression double donnant y (= pourcentage de Sclérotinia) en fonction de x (= taille en mètres) et de z (= pourcentage d'eau du grain à la récolte = tardiveté).

A Colmar, on trouve :

$$y = -31{,}6\,x - 0{,}424\,z + 90{,}4$$

F correspondant au lien statistique entre y et x à z constant = 9,90 ($P < 0{,}01$) entre y et z à x constant = 1,37 ($P > 0{,}05$).

Ainsi, pour un ensemble de variétés de même tardiveté (z constant) il y a régression significative entre Sclérotinia et taille ; par contre, pour un ensemble de variétés de même taille, il n'y a pas de régression significative entre Sclérotinia et tardiveté.

A Artonne, on trouve :

$$y = -20{,}7\,x - 0{,}666\,z + 83{,}9$$

Ici, F pour la régression de y en x à z constant = 21,7 ($P < 0{,}01$), F pour la régression de y en z à x constant = 50,3 ($P < 0{,}01$).

Ainsi, les facteurs taille et précocité ont tous deux un lien statistique direct et indépendant avec le *Sclerotinia*, l'influence de la précocité étant plus importante à Artonne que celle de la taille. L'éventail des tardivetés était plus ouvert à Artonne (8 à 50) qu'à Colmar (16 à 34).

TAILLE OPTIMALE

En appliquant l'équation du premier degré d'Artonne, peu différente de celle de Colmar, donnant le Sclérotinia y en fonction de la taille x

$$y = -36{,}2\,x + 89{,}1$$

on conclurait à l'absence totale de Sclérotinia pour des variétés dépassant 2,46 m (alors que le niveau moyen est de 30,2 p. 100 de capitules malades). Il s'agit là d'une légère extrapolation puisque la plus haute variété observée n'a que 2,18 m. Mais l'accroissement de la taille provoque-t-il bien une diminution linéaire du taux de Sclérotinia, autrement dit, quel que soit le niveau de la taille, est-il toujours vrai qu'un accroissement de taille de 0,50 m diminue le pourcentage de Sclérotinia de 18 points? C'est ce que nous avons voulu vérifier en éprouvant la curvilinéarité (1) de la régression de y en x. On trouve alors à Artonne une probabilité attachée à la curvilinéarité qui est inférieure à 0,01 ($F = 3{,}43$)

$$y = 55{,}3\,x^2 - 216{,}5\,x + 234{,}16.$$

Ainsi la variation du pourcentage de Sclérotinia en fonction de l'augmentation de la taille (ou dérivée de y par rapport à x) n'est pas constante ; elle diminue depuis le minimum de taille observé ($x = 1{,}17$ m) jusqu'à la taille de 1,96 m où le y trouve son minimum théorique. Il est évident que l'augmentation du taux de Sclérotinia après cette taille ne correspond à aucune réalité biologique mais seulement au fait que l'énorme majorité des variétés observées se situent sur la branche descendante de la courbe (à gauche du minimum, fig. 1).

Il est vraisemblable que la meilleure représentation du phénomène est une équation de la forme $y = \dfrac{a}{x^2 + b}$, avec une courbe peu différente, entre 1,20 m et 1,90 m, de notre parabole $\left(\dfrac{a}{b}\right.$ devant être égal ou inférieur à 100, puisque, aussi petite que soit la taille x, le pourcentage y de Sclérotinia ne saurait dépasser 100$\left.\right)$.

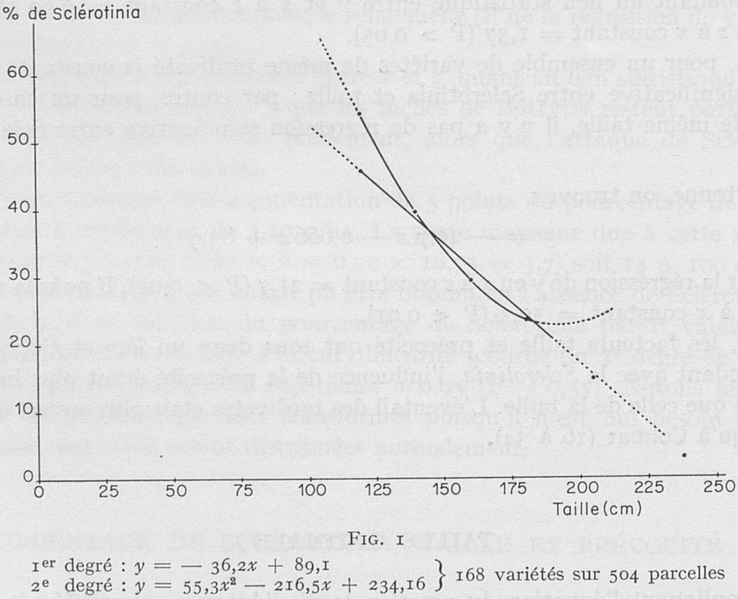


FIG. 1

1er degré : $y = -36{,}2x + 89{,}1$
2e degré : $y = 55{,}3x^2 - 216{,}5x + 234{,}16$
} 168 variétés sur 504 parcelles

Les parties en pointillé ne correspondent à aucune réalité biologique observée

(1) Nous définissons la curvilinéarité comme la réduction de la variance résiduelle causée par le passage de la meilleure équation du 1er degré à la meilleure équation du 2e degré.

TAILLE ET ÉMERGENCE

Pourquoi, dans un même essai, entre 1 m et 2 m de hauteur les variétés les plus hautes sont-elles, indépendamment de leur précocité, les moins touchées par le Sclérotinia? On peut imaginer 2 hypothèses explicatives entre lesquelles nous essaierons de choisir :

1. Les variétés les plus hautes, émergeant au milieu des parcelles voisines, ont les capitules les plus exposés au vent, et, par conséquent, l'humidité (rosée, pluie) n'y séjourne pas. De ce fait, les conditions d'humidité favorables à la germination des ascospores de Sclérotinia ne sont réalisées que pour de courtes périodes et l'infection est rarement effective.

2. Les variétés les plus hautes portent leurs capitules à un niveau où les ascospores, entraînées par le vent depuis le sol où sont les apothécies, sont plus rares qu'aux niveaux inférieurs. La fréquence des ascospores, reflétée par la fréquence d'observation du Sclérotinia, diminuerait alors constamment (quoique de moins en moins pour chaque nouvelle unité de taille puisqu'on a une régression du 2^e^ degré) quand on passe d'un niveau de 1 m au-dessus du sol jusqu'au niveau de 2 m. Cette hypothèse, qui est une règle connue d'épidémiologie (RAPILLY ; communication personnelle) expliquerait une fréquence *y* du Sclérotinia qui serait inversement proportionnelle au carré de la distance entre le capitule et le lieu d'émission des ascospores (le sol). Il faut donc distinguer l'émergence de la taille absolue et voir de ces 2 facteurs lequel est le plus lié statistiquement à la fréquence du Sclérotinia.

Les calculs qui suivent concernent l'essai d'Artonne.

A. — *Émergence bilatérale*

Les parcelles ayant 5,50 m de long et 3,20 m de large, il est apparu d'abord que les 2 parcelles latérales, ayant en commun avec la parcelle centrale une frontière de 5,50 m, étaient plus importantes pour quantifier l'émergence que les 2 parcelles frontales (ayant avec la parcelle centrale une frontière commune de 3,20 m seulement).

En considérant 3 parcelles successives de taille (exprimée en mètres) T_1, T_2, T_3, on définit l'émergence bilatérale de la 2^e^ parcelle, centrale, comme la quantité

$$T_2 - \frac{T_1 + T_3}{2} + 1,$$

l'addition de 1 permettant de n'avoir pas de nombres négatifs. Ainsi, une parcelle centrale d'émergence 1, 2 dépassera de 20 cm la moyenne des 2 parcelles latérales contigues, alors qu'avec une émergence de 0,9 la parcelle aura 10 cm de moins que la moyenne de ses 2 voisines.

La randomisation écartant, en tant que parcelles contrales, les parcelles extérieures de l'essai, puisqu'elles n'ont qu'une seule voisine latérale, il nous restait 360 parcelles pour lesquelles nous disposions du pourcentage de Sclérotinia *y*, de la taille *x*, et pour lesquelles nous avons calculé l'émergence bilatérale *z*.

On constate que *y* est très lié à *x* (F de la régression simple : 92,8 $P < 0,01$: corrélation $r_{yx} = 0,45$) beaucoup moins à *z* (F de la régression simple = 22,8 : $P < 0,01$: corrélation $r_{yz} = 0,24$).

Pour un ensemble de parcelles de même émergence bilatérale, le Sclérotinia est fortement lié à la taille (F de y sur x à z constant $= 74{,}8 : P < 0{,}01$).

Par contre, pour un ensemble de parcelles de même taille, le Sclérotinia est faiblement lié à l'émergence bilatérale, quoique d'une façon significative (F de y sur z à x constant $= 7{,}8 : P < 0{,}01$).

Dans la liaison entre taille et résistance apparente, le rôle essentiel du Sclérotinia paraît donc relever plus de la taille absolue que de l'émergence bilatérale des parcelles.

B. — *Émergence quadrilatérale*

Nous avons pensé alors que peut-être l'émergence serait mieux évaluée en tenant compte des parcelles frontales (4 et 5 sur la fig. 2) et en définissant l'émergence quadrilatérale comme $T_2 - \frac{T_1 + T_3 + T_4 + T_5}{4} + 1$, une parcelle d'émergence quadrilatérale, par exemple, 0,8 étant plus basse de 20 cm que la moyenne des 4 parcelles les plus proches.

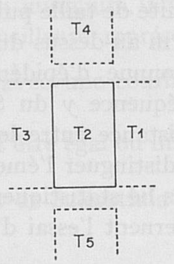


Fig. 2

La randomisation excluant quelques parcelles extérieures qui avaient 2 voisines, mais non 4, nous disposons, pour 330 parcelles, du pourcentage de Sclérotinia y, de la taille x et nous avons calculé les émergences quadrilatérales z.

Les résultats d'interprétation font apparaître une très légère augmentation de la liaison du Sclérotinia avec l'émergence quadrilatérale, par rapport à l'émergence bilatérale.

— F de la régression simple de y en $x = 78{,}8 : P < 0{,}01$ ($ryx = 0{,}44$)

— F de la régression simple de y en $z = 32{,}4 : P < 0{,}01$ ($ryz = 0{,}30$)

Pour une émergence constante, la liaison entre Sclérotinia et taille est forte (F de y sur x à z constant $= 51{,}3 : P < 0{,}01$). Par contre, pour une taille constante, la liaison entre Sclérotinia et émergence est beaucoup plus faible, quoique significative (F de y sur z à x constant $= 8{,}3 : P < 0{,}01$).

Ainsi, pour l'essentiel, la résistance apparente du Tournesol au Sclérotinia paraît plus liée à la taille absolue qu'à l'émergence.

La taille élevée est-elle une cause directe de la rareté en altitude des ascospores venues du sol? Taille élevée et résistance au Sclérotinia auraient-elles une cause commune, par exemple au niveau des hormones végétales?

Ces questions laissent un champ ouvert à la recherche.

DIFFÉRENCES GÉNÉTIQUES POUR LA RÉSISTANCE AU SCLÉROTINIA, INDÉPENDANTES DE LA TAILLE ET DE LA PRÉCOCITÉ

Pour chaque parcelle d'Artonne, il a été possible de calculer un résidu donnant le pourcentage de Sclérotinia après qu'on ait soustrait la part qui peut être attribuée à la taille et à la tardiveté.

x = taille en m ;
z = pourcentage d'eau du grain à la récolte ;
$y' = 20{,}7\,x \quad 0{,}666\,z + 83{,}9$;
y = pourcentage de Sclérotinia observé sur la parcelle ;
Résidu = $y \quad y'$.

L'étude statistique de ces résidus pour 64 hybrides s'inscrivant dans un plan factoriel (16 parents femelles, 4 parents mâles), avec 3 répétitions par hybride, nous a permis de conclure qu'il existe des différences statistiquement significatives :

	ddl	F	P
Entre hybrides	63	3.94	< 0,01
Entre parents femelles.	15	6.00	< 0,01
Entre parents mâles.......	3	19.52	< 0,01
Interaction	45	2.21	< 0,01
Erreur	128		

Ainsi les différences variétales pour la résistance au Sclérotinia subsistent après qu'on ait tenu compte de la taille et de la tardiveté. Ceci permet d'espérer la tolérance au Sclérotinia même dans les variétés courtes. Les facteurs de résistance seraient alors indépendants de la taille (germination des ascospores à la surface des capitules, vitesse de propagation du mycelium dans les tissus...).

Reçu pour publication en octobre 1973.

REMERCIEMENTS

Je remercie MM. Berbigier et Rapilly qui ont consacré du temps et des efforts à améliorer ma première version de ce texte.

SUMMARY

INFLUENCE OF HEREDITARY FACTORS ON THE APPARENT RESISTANCE OF SUNFLOWER TO *SCLEROTINIA*

There is a significant regression between plant height and *Sclerotinia* frequency in Sunflowers. The shorter varieties are those most affected. This relation concerns absolute height rather than emergence (height of a variety in comparison with neighbouring plots).

However, after elimination of the influence of height, significant differences continue to exist between the hybrids and between parents, and it is therefore hoped that short varieties, relatively tolerant to *Sclerotinia*, may be obtained.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

LOUVET J. Communication personnelle.
RAPILLY F. Communication personnelle.
SACKSTOM W. E. Communication personnelle.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire;* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs,* précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; *le nom de l'établissement,* dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :
a) *résumé* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé,* en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats,* à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion* et *conclusion* ; f) *titre et résumé* en anglais ou destiné à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborations, les fonds, les dons... ; h) *références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet.* Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.), l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (Dupont et Duval, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals,* ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume, la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit *à l'état définitif* soit *à l'état de projets,* leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des Annales est : 12,5 × 19 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité des tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. le Chef du Département d'Amélioration des Plantes, Centre national de Recherches agronomiques, 78000 Versailles France. On demande deux exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

Amélioration des plantes.

Le Directeur-Gérant : M. L. Cagnac

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 5-1974.

Dépôt légal: 2ᵉ trimestre 1974. Nº d'impression: 501.

annales de l'amélioration des plantes

Trimestriel

1973

Vol. 23 . N° 4

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (4), 287-313.

RÉSISTANCE DE LA TOMATE AU VIRUS DE LA MOSAÏQUE DU TABAC. DIFFICULTÉS RENCONTRÉES POUR LA SÉLECTION DE VARIÉTÉS RÉSISTANTES

H. LATERROT

avec la collaboration technique de Hélène THOMAS

Station d'Amélioration des Plantes maraîchères,
Centre de Recherches d'Avignon, I. N. R. A.,
84140 Montfavet

RÉSUMÉ

La sélection de variétés de Tomate résistantes au virus de la Mosaïque du Tabac (= TMV) rencontre des difficultés. Celles-ci sont importantes, aussi bien pour l'exploitation de la tolérance (allèle Tm) issue de *Lycopersicon hirsutum*, que de l'hypersensibilité (allèles Tm 2 et Tm 2^2) provenant de *Lycopersicon peruvianum*.

Après la délicate réalisation des croisements interspécifiques les sélectionneurs se heurtent à une liaison de ces allèles de résistance avec des défauts de fertilité essentiellement dus à une réduction de la production de pollen des plantes homozygotes pour l'un ou l'autre des facteurs de résistance.

La dominance de chacun de ces allèles est incomplète : les plantes tolérantes Tm/+ sont rapidement mosaïquées, de graves nécroses dues à une réaction retardée de l'hypersensibilité apparaissent sur les plantes Tm 2/+ et encore plus fréquemment sur les plantes Tm 2^2/+ lorsqu'il y a contamination à température élevée. Bien que l'importance de ces nécroses varie fortement avec le contexte génotypique et qu'elle soit parfois très faible, il paraît dangereux de diffuser des hybrides hétérozygotes pour l'hypersensibilité.

La combinaison de la tolérance et de l'hypersensibilité à l'état hétérozygote et la réalisation d'hybrides F_1 homozygotes pour l'hypersensibilité sont les voies les plus explorées et les plus prometteuses.

Une nette amélioration de la mise à fruit est obtenue par vibration ou pulvérisation auxinique des inflorescences des plantes résistantes. Si les défauts de fertilité ne peuvent être complètement masqués chez le ou les types de combinaisons d'allèles retenus, on pourra faire appel à l'une de ces techniques.

INTRODUCTION

Le virus de la mosaïque du Tabac entraîne des pertes économiques importantes en réduisant la mise à fruit, le poids moyen et la qualité des fruits. Le TMV est surtout à craindre dans les serres, où il est presque toujours présent et s'étend très rapidement, par transmission mécanique, à l'ensemble de la culture.

La semence contaminée est la principale source primaire de contamination. L'utilisation de semences saines ou de semences contaminées mais récoltées depuis plus d'un an ou traitées par la chaleur sèche réduit considérablement l'importance de la transmission par la semence (LATERROT et PECAUT, 1968). Les praticiens tiennent compte de ceci, d'où l'amélioration de l'état sanitaire des jeunes plantations obtenue au cours de ces dernières années.

Les débris de plantes contaminées restant dans le sol après la culture peuvent également assurer la transmission du virus. La désinfection du sol à la vapeur permet d'éviter les contaminations précoces (MIGLIORI et MARROU, 1970).

La prémunition par l'inoculation d'une souche non pathogène du TMV contre des infections ultérieures par des souches pathogènes de celui-ci a donné de bons résultats expérimentaux (MARROU et MIGLIORI, 1971) (MIGLIORI *et al.*, 1972). Cette technique se répand : plus de trois millions de plants, cultivés sous serre, ont été prémunis en France en 1973.

L'utilisation conjointe de semences saines et de la prémunition permet de réduire considérablement les effets du TMV. Cependant, les inconvénients et les limites doivent en être examinés afin de comprendre la nécessité de poursuivre la sélection de variétés résistantes malgré les difficultés rencontrées.

Tout d'abord le producteur ne dispose pas toujours de graines saines car les stocks de semences des hybrides F_1 les plus cultivés sont pratiquement inexistants et certains lots ne supportent pas le traitement par la chaleur. D'autre part, le traitement thermique augmente le prix des semences.

La production de « l'inoculum prémunisant » doit être réalisée sous le contrôle permanent de virologistes soucieux d'éviter toute possibilité de pollution par une souche pathogène. La prémunition elle même doit être effectuée dans des conditions précises pour donner les meilleurs résultats. La prémunition ne peut être réalisée sur les plantes destinées à la culture en plein champ, à cause des complexes de virus que l'on risque de provoquer entre TMV et certains virus transmis par pucerons, tels que le virus de la Mosaïque du Concombre et le Virus Y de la Pomme de Terre. Bien que moindre, un tel danger existe aussi pour les cultures sous serres en fin d'été courant automne.

Enfin, la souche utilisée pour la prémunition de la Tomate est pathogène sur d'autres espèces. Il en est ainsi pour le Poivron, plante également cultivée sous serres, du moins dans le cas des variétés sensibles au TMV.

Malgré ces difficultés, la prémunition maintenant vulgarisée, représente un progrès considérable dans la lutte contre le TMV.

La sélection de Tomates résistantes au TMV a commencé il y a une trentaine d'années. Nombreux sont les travaux tendant à utiliser les gènes de résistance trouvés dans des espèces sauvages de *Lycopersicon*, genre auquel appartient la Tomate.

La revue bibliographique de PELHAM (PELHAM, 1966), des notes parues dans les rapports annuels de Tomato Genetics Cooperative ainsi que les rapports d'activité de la Station d'Amélioration des Plantes Maraîchères de Montfavet et un mémoire polycopié (LATERROT, 1968) que nous avons diffusé parmi les spécialistes, permettent de comprendre le cheminement des travaux réalisés dans les pays qui poursuivent depuis longtemps un travail dans ce domaine, c'est-à-dire les États-Unis, la Grande-Bretagne, la Hongrie, les Pays-Bas et la France.

Les recherches réalisées montrent qu'il existe deux types de résistance au TMV chez la Tomate :

— la tolérance, contrôlée par le gène incomplètement dominant Tm, situé sur le chromosome 5 et provenant de *Lycopersicon hirsutum*. Des souches adaptées sont rapidement apparues capables d'attaquer les plantes possédant Tm.

— l'hypersensibilité, contrôlée par le gène incomplètement dominant Tm 2, localisé sur le chromosome 9, près du centromère, et provenant de *Lycopersicon peruvianum*. Deux allèles sont distingués sur la base de leur réaction à certaines souches = Tm 2 et Tm 2^2.

Nous ne traiterons pas ici des difficultés qu'ont surmontées les généticiens pour obtenir des hybrides interspécifiques entre la Tomate cultivée *Lycopersicon esculentum* et *Lycopersicon peruvianum* puis, pour réaliser le premier recroisement par la Tomate. L'objet de cet article est de montrer les difficultés rencontrées ultérieurement dans la création de variétés fixées et d'hybrides F_1 résistants cultivables. Nous montrerons l'état actuel de la sélection et les solutions génétiques et pratiques susceptibles de permettre la culture de Tomates résistantes au TMV.

PREMIÈRE PARTIE

INTROGRESSION DES GÈNES DE RÉSISTANCE DANS DES VARIÉTÉS CULTIVÉES

Matériel et méthodes

Matériel végétal.

Nous avons entrepris une sélection pour la résistance au TMV dans des origines de *Lycopersicon hirsutum* et *Lycopersicon peruvianum* provenant des collections de la Station d'introduction de Ames (Iowa, U. S. A.). Parallèlement nous nous sommes procurés les lignées résistantes issues des croisements interspécifiques réalisés à l'étranger, dès que leur existence nous était connue.

Une partie des géniteurs de résistance et les lignées de *Lycopersicon hirsutum* que nous avons sélectionnées ont une réaction de tolérance : les plantes inoculées avec les souches communes ne sont pas affectées dans leur croissance et expriment tardivement une mosaïque. Les isolements réalisés montrent que les plantes renferment alors des souches pathogènes adaptées à la tolérance.

Les tests d'allélisme, que nous avons réalisés entre les lignées tolérantes, établissent que toutes possèdent le même allèle Tm.

Les autres géniteurs se montrent hypersensibles vis-à-vis des souches communes et des souches adaptées à la tolérance. Nous étudierons les limites de l'hypersensibilité dans la 3^e^ partie de cet article.

Sur la base de leur comportement envers certaines souches et des tests d'allélisme effectués à la Station, ces géniteurs peuvent être divisés en 2 groupes :

— les lignées possédant l'allèle Tm 2, sensibles à certaines souches ;

— les lignées possédant l'allèle Tm 2^2 [1], résistantes à toutes les souches, encore qu'une souche capable de les infecter ait été obtenue en laboratoire (RAST, 1972).

D'autre part, chez les lignées américaines, il existe une liaison entre Tm 2 et le gène récessif « netted virescent » (symbole nv) entraînant un nanisme chlorotique. Cette liaison n'existe pas chez les lignées issues de notre croisement *L. esculentum* × *L. peruvianum* (LATERROT et PECAUT, 1969).

[1] Nous préférons le symbole Tm 2^2 au symbole Tm 2^a retenu par certains auteurs, il nous semble plus conforme aux règles de « Tomato Genetics Cooperative ».

Les relations entre souches et lignées résistantes sont schématisées dans le tableau 1. Celui-ci comporte également le nom des lignées améliorées qui ont servi de géniteurs aux sélectionneurs. La classification des souches est celle proposée par PELHAM (PELHAM, 1972) avec indication de la classification que nous utilisions jusqu'ici.

TABLEAU I

Relation entre souches de TMV et lignées résistantes de Tomate et nom des obtenteurs avec indication de l'une de leur lignée type

Gènes	Réaction en fonction des races				Géniteurs
	0 (+)	1 (Tm)	2 (Tm 2)	1-2 (1) (2)	Nom des obtenteurs et de leur lignée type
+	S	S	S	S	Variétés sensibles
Tm	T	S	T	S	HOLMES = « 2940 » KIKUTA et FRAZIER = « HES 5639-15 » WALTER = « CStMW-18 » DAVIS et WEBB = « 63 G 463 » MESZÖLY = « Kh 1738 »
Tm 2 — lié à nv	H	H	S	S	CLAYBERG = « 58 C.31-6 »
Tm 2 — sans nv	H	H	S	S	LATERROT et PECAUT = « Pérou 2 »
Tm 2^2	H	H	H	H	ALEXANDER = « 630.818 » DAVIS et WEBB = « 67 F.1169 »

S : sensibilité ; T : tolérance ; H : résistance par hypersensibilité.
(1) Classification selon PELHAM (1972).
(2) Classification utilisée à Montfavet.

A partir des lignées résistantes signalées dans le tableau 1, les sélectionneurs ont poursuivi des programmes d'amélioration en vue d'obtenir des lignées cultivables adaptées aux conditions culturales de leur pays. A Montfavet, nous avons utilisé comme géniteurs de résistance les lignées suivantes :

pour Tm = « HES 5639-15 », reçue de Hawaii en 1959 ;
pour Tm 2 = « Pérou 2 », lignée obtenue à Montfavet en 1965 ;
pour Tm 2^2 = « 630 818 », reçue de ALEXANDER en 1963.

Trois programmes de recroisements successifs ont été entrepris afin d'introduire ces gènes de résistance dans les 4 types variétaux très différents suivants :

« Moneymaker »
« Marmande »
« Saint Pierre »
« Roma »

Dans le programme concernant Tm, ce sont les variétés « Moneymaker » « Marmande e» « Saint Pierre » et « Roma » elles-mêmes, qui servirent de parents récurrents. Dans le programme concernant Tm 2, la lignée « Pérou 2» est issue du croisement « Saint Pierre » × *Lycopersicum peruvianum* recroisé par « Moneymaker », les 2 et 3e recroisements ont été réalisés avec « Saint Pierre », le 4e avec une version de Saint Pierre résistante au *Fusarium* et aux nématodes, puis les recroisements suivants ont été réalisés avec les versions résistantes au *Verticillium* de chacune des quatre

variétés citées. Le programme Tm 2^2 a été conduit en utilisant comme parent récurrent la version résistante aux nématodes de « Moneymaker » et les versions résistantes au *Fusarium* et aux nématodes des trois autres variétés jusqu'au 5^e recroisement ; par la suite ce sont les versions résistantes à la Verticilliose des quatre variétés qui ont été utilisées. Il s'agit des lignées suivantes possédant le gène *Ve* de résistance au *Verticillium dahliae* :

« Monalbo » = variété commerciale INRA, du type « Moneymaker »,
« Maralbo » = lignée INRA, du type « Marmande »,
« Piéralbo » = variété commerciale INRA du type « Saint Pierre »,
« Roma VF » = variété commerciale américaine.

Les programmes Tm2 et Tm2^2 comportaient également « Apédice », une lignée parentale de l'hybride F_1 commercial « Montfavet 63-5 ».

Méthode d'infection artificielle.

La sélection a été conduite dans tous les cas en utilisant une souche du type aucuba appartenant à la race 0 qui nous a été fournie par le Professeur LIMASSET en 1959.

L'inoculum est produit périodiquement sur de jeunes plantes de variétés sensibles. Le suc cellulaire des plantules est extrait à l'aide d'un broyeur centrifugeur ménager. Le jus est chauffé au bain-marie ou sur une plaque chauffante avec agitation magnétique à 72°C. durant 10 minutes, afin d'éliminer les virus infectant le plus couramment la Tomate, sans inactiver le TMV. Ce chauffage permet également de clarifier le jus. L'inoculum ainsi produit peut être utilisé immédiatement ou conservé au réfrigérateur à environ + 2°C, ou congelé durant plusieurs mois, en flacon hermétique.

L'inoculation est réalisée à partir de cet extrait dilué à raison d'une partie de jus pour 5 parties d'eau distillée. Les plantes sont inoculées en serre à l'âge de 10 jours directement dans les terrines de semis. Cependant, dans le cas du tri des recroisements concernant Tm 2 et Tm 2^2, l'inoculation est réalisée après repiquage en pots, lorsque les plantes ont plus de 20 jours, stade auquel l'inoculation provoque moins fréquemment les nécroses généralisées étudiées dans la 3^e partie de cet article.

L'utilisation d'un tampon mouilleur de bureau, permet d'inoculer rapidement un grand nombre de plantules. L'inoculum est versé dans le réservoir du tampon avec un peu de carborundum de calibre 240 ou 400. L'éponge du mouilleur s'imbibe d'inoculum, elle est frottée sur les cotylédons maintenus avec l'autre main.

La croissance des plantes sensibles est rapidements stoppée. En été, les symptômes de mosaïque apparaissent en une semaine. En hiver, ils apparaissent moins rapidement, la mosaïque est moins nette, les déformations sont plus importantes. En général la réponse des plantes est notée une dizaine de jours après l'inoculation.

Méthodes de sélection.

Les plantes issues des recroisements sont inoculées, les résistantes sont cultivées en pots en serre pour effectuer les nouveaux recroisements ou les autofécondations nécessaires. En semant immédiatement après la récolte les graines ainsi produites, nous réalisons facilement 3 générations par an.

D'une manière générale nos programmes de recroisements sont basés sur 3 familles établies dès les premiers recroisements. Dans la descendance issue du premier recroisement nous gardons 3 plantes que nous recroisons, les 3 descendances obtenues sont triées pour la résistance, 3 plantes résistantes sont conservées et recroisées.

La descendance d'une des 3 plantes de chaque famille est triée pour la résistance, les deux autres étant gardées en réserve. Il en est ainsi à chaque génération.

Les croisements du programme concernant Tm ont été réalisés tout d'abord dans le sens parent récurrent pollinisé par la plante résistante, le second recroisement et les suivants dans l'autre sens.

Dans le cas de Tm 2, tous les croisements sauf le deuxième recroisement ont été réalisés en utilisant le parent récurrent comme mère.

En ce qui concerne Tm 2^2, jusqu'au deuxième recroisement, les plantes résistantes ont été pollinisées par le parent récurrent puis les autres recroisements ont été réalisés dans le sens inverse.

Les programmes ultérieurs d'introduction de Tm et Tm 2^2 dans de nouvelles lignées ont été réalisés dans le sens plantes résistantes pollinisées par le parent récurrent.

Du point de vue pratique, le sens du croisement a une certaine importance. En effectuant les pollinisations sur les plantes résistantes issues des recroisements, et bien que ceux-ci portent sur un nombre très faible d'individus, il est possible de choisir, lors de la récolte des semences, pour la poursuite du programme, les plantes les plus proches morphologiquement du type recherché,

les plantes des parents récurrents n'étant pas conservées au-delà de la période nécessaire à la fourniture du pollen. Cependant, dans le cas de Tm 2 et Tm 2^2, une nécrose généralisée des plantes hétérozygotes sur laquelle nous reviendrons, entraîne parfois la perte de plantes avant la récolte des semences.

Les recroisements concernant l'introgression de Tm ont été limités à 5, après lesquels, des autofécondations et une sélection ont été réalisées pour obtenir des lignées Tm/Tm.

Les programmes de recroisements intéressant Tm 2 et Tm 2^2 ont été conduits respectivement jusqu'à 16 et 15 depuis les parents *Lycopersicon peruvianum* et « 630 818 », puis des lignées Tm 2/Tm 2 et Tm 2^2/Tm 2^2 ont été sélectionnées. Au cours de ces programmes nous avons, à plusieurs niveaux, effectué parallèlement aux recroisements des autofécondations pour obtenir des lignées résistantes fixées afin d'étudier leur valeur.

Résultats

Lignées obtenues.

Des versions Tm/Tm de « Moneymaker », « Marmande », « Saint Pierre » et « Roma » ont été obtenues.

Des lignées Tm 2/Tm 2 ont été sélectionnées pour chacun des types variétaux cités ci-dessus ainsi que pour le type « Apédice », après 11 et 16 recroisements.

Des lignées Tm 2^2/Tm 2^2 ont été obtenues pour ces 5 types variétaux après 3, 9 et 15 recroisements, ainsi qu'après 5 recroisements dans le cas de « Moneymaker ».

Les versions homozygotes pour Tm 2 ou Tm 2^2 de « Moneymaker », « Marmande », « Saint Pierre » et « Roma » sont également homozygotes pour le gène *Ve* de résistance au *Verticillium.*

Les lignées tolérantes présentent, surtout dans le type variétal « Moneymaker », beaucoup plus fréquemment que les variétés sensibles, le phénomène de « secteurs argentés » sur feuille et sur tige. Il s'agit de chimères au niveau du tissu palissadique (John Innes Institute, 1960), les inflorescences situées sur les « secteurs mutés » sont plus ou moins stériles, des secteurs jaunes apparaissent également sur fruits ; même en l'absence de l'expression visible de cette chimère, les lignées homozygotes pour Tm se montrent généralement peu productives.

Les lignées hypersensibles présentent également des défauts de fertilité qui ont fait l'objet d'études auxquelles nous consacrerons la 2e partie de cet article.

Hybrides F_1 réalisés.

Des hybrides F_1 hétérozygotes pour chacun des gènes Tm, Tm 2 et Tm 2^2, seuls ou en combinaison entre eux ont été réalisés en utilisant certaines lignées résistantes obtenues.

Ces hybrides ont permis d'étudier la valeur pratique des différentes combinaisons résistantes tant du point de vue de leur fertilité que du point de vue de leur résistance.

Les hybrides F_1 Tm/+ ne manifestent pas plus que les plantes sensibles la tendance à former les « secteurs argentés » décelés chez les lignées Tm/Tm. Ils présentent une fertilité convenable, mais ils sélectionnent rapidement la race 1 et sont la plupart du temps très mosaïqués avant même la fin de leur développement en serre. L'intérêt de tels hybrides est donc limité ; il en a été ainsi d'hybrides hollandais tels que « Virocross » et « Supercross », un moment expérimentés aux Pays-Bas et en Grande-Bretagne.

Certaines combinaisons F_1 Tm 2/+ et Tm 2^2/+ présentent une bonne fertilité. Ainsi un hybride de la Station, F_1 « Amor 91 × Porphyre » et certains hybrides hollandais comme « GAM », tous deux hétérozygotes pour Tm 2^2, se montrèrent productifs.

Cependant ces hybrides ont dû être abandonnés à cause des nécroses qu'ils présentent en cas de contamination par le TMV par température et luminosité élevées. Nous rapporterons dans la 3[e] partie quelques-uns des essais réalisés dans ce domaine et les solutions génétiques qui s'offrent aux sélectionneurs.

DEUXIÈME PARTIE

DÉFAUTS DE FERTILITÉ LIÉS A LA RÉSISTANCE

Matériel et méthodes générales

Les lignées tolérantes retenues ont fait l'objet d'essais de comportement dans diverses conditions, certaines d'entre elles ont été reprises dans des essais plus précis.

La version tolérante de « Moneymaker » a été la plus étudiée. Ce type variétal a une « croissance indéterminée », il se développe bien sous serre et produit une grande proportion de fruits ronds à 2 loges. Ce dernier caractère est intéressant pour l'étude de la fertilité, car le poids du fruit étant en relation directe avec le nombre de graines par loge, il est possible de déceler une déficience de fécondation par une simple observation des bouquets.

Les essais ont été réalisés en serre verre chauffée ou en plein champ. En serre la culture est réalisée de la façon suivante : semis en terrines au début janvier, repiquage en godets de 10 cm. deux semaines plus tard, plantation en pleine terre sous serre début mars à une densité variable de 2,7 à 3 plantes au m ^{2}. Les plantes sont conduites sur une tige arrêtée à 6 bouquets. En plein champ les essais sont réalisés ainsi : semis sur couche chauffante sous chassis au début mars, repiquage sous chassis froid 3 semaines plus tard, plantation en parcelles abritées du vent dominant par des haies brise-vent, à la densité de 2,5 plantes au m^2. Les plantes sont conduites sur 1 tige taillée au-dessus de 4 bouquets.

Un soin particulier est pris afin d'éviter, ou du moins de retarder, la contamination des lots sensibles par le TMV. Des semences saines ou désinfectées à la chaleur sont utilisées, les opérations culturales sont réalisées en évitant de fumer (1) et en utilisant un détergent cationique (catigène T-80 à la dose de 0,5 p. 100) pour le lavage des mains et des outils (2).

Les observations portent essentiellement sur le rendement en fruits et le calibre de ceux-ci. Dans les premiers essais, le calibrage était réalisé en pesant individuellement les fruits et en les regroupant par classe de poids, par la suite il s'effectua selon les normes commerciales européennes basées sur le diamètre équatorial des fruits.

Une autre observation a été faite. Pour les divers types variétaux, nous avons noté de 0 à 10 la fertilité globale des plantes individuelles issues de l'autofécondation de recroisements puis récolté leurs semences. Les lignées ainsi obtenues ont été, après infection artificielle, classées en homozygotes résistantes, homozygotes sensibles et en disjonction. La relation entre ce classement et les notes de fertilité était ensuite examinée.

L'étude des causes du manque de fertilité lié à la tolérance et à l'hypersensibilité a été réalisée en utilisant les lignées résistantes obtenues au cours de nos programmes de recroisements et essentiellement celles du type « Moneymaker ». Nous avons réalisé des essais tendant à déceler un phénomène d'autoincompatibilité et, devant des indices de déficience de la pollinisation chez les plantes résistantes, nous avons comparé la germination *in vitro* et *in vivo* du pollen Tm 2^2 par rapport au pollen +. Les essais ont porté également sur l'étude de la production de pollen chez les lignées homozygotes pour l'un des 3 gènes de résistance. Le pollen était récolté sur des fleurs du même âge provenant de plantes cultivées en automne en serre chauffée, à l'aide d'un vibreur électrique après avoir écarté les étamines, peu de grains de pollen restaient dans les sacs polliniques.

Les essais de mise à fruits avec régulateur de croissance ont été effectués en utilisant l'acide β-naphtoxyacétique (3) en pulvérisation limitée aux inflorescences et répétée tous les 4 à 5 jours durant toute la période de floraison.

(1) Le tabac manufacturé renferme souvent le TMV.
(2) Catigène T-80, commercialisé par Industries chimiques de Voreppe, 38340 Voreppe,
(3) Produit commercial tomato set (Agrishell) utilisé à la dose conseillée de 5 p. 100.

Les essais de vibration des bouquets ont été réalisés à l'aide d'un vibreur électrique à piles [1] en passant tous les 2 à 3 jours durant la période de floraison et en vibrant les inflorescences portant des fleurs épanouies.

Résultats et discussion

Fertilité des lignées et hybrides F_1 résistants.

Cas de l'allèle Tm.

Un essai réalisé en serre comportant diverses lignées et hybrides F_1 du type « Moneymaker » a permis de comparer à « Moneymaker » sa version tolérante « Mobaci » et l'hybride F_1 « Moneymaker × Mobaci ». L'essai comportait 5 blocs de 4 plantes par parcelle élémentaire.

Nous avons constaté chez « Mobaci » une tendance à la formation de bouquets comportant un nombre de fleurs réduit par rapport à « Moneymaker », ce phénomène semblait être en relation avec les « secteurs argentés » qui sont apparus sur 17 des 20 plantes de « Mobaci ».

Le pourcentage de fleurs ayant donné un fruit sans considération de la taille était de 95 p. 100 pour chaque variété.

Le nombre total de fruits récoltés par plante ainsi que les rendements en fruits et en graines sont rapportés dans le tableau 2.

Durant toute la période de production « Mobaci » a un rendement en fruits très inférieur à « Moneymaker », l'hybride F_1 « Moneymaker × Mobaci » a un rendement intermédiaire mais plus proche du parent « Moneymaker ». Il en est de même pour le rendement en graines et le nombre de fruits récoltés par plante. Le calibrage (voir figure 1) fait ressortir un excès de très petits fruits chez « Mobaci », l'hybride F_1 produisant un peu plus de petits fruits que « Moneymaker ».

TABLEAU 2

Rendement de « Moneymaker », « Mobaci » (Tm/Tm) *et de l'hybride F_1 « Moneymaker × Mobaci »* (Tm/+) *en culture de printemps sous serre chauffée*

Variétés	Rendements cumulés en fruits (kg/plante)			Nombre de fruits par plante	Rendements totaux en graines (g/plante)
	25 mai	13 juin	7 juillet		
« Moneymaker »	$0{,}24^a$	$2{,}25^a$	$4{,}74^a$	74^a	19^a
« Mobaci »	$0{,}07^b$	$1{,}49^b$	$2{,}75^c$	50^c	5^c
F_1 « Moneymaker × Mobaci »	$0{,}15^{ab}$	$2{,}09^a$	$4{,}01^b$	63^b	14^b

Les moyennes sont suivies d'une lettre indiquant le classement significatif au seuil de 0,05, effectué à l'aide du test des comparaisons multiples de Duncan. Une même lettre est attribuée aux moyennes ne différant pas entre elles au seuil de 0,05.

(1) Modèle hollandais commercialisé par COFHM, 45560 St-Denis en Val.

La version Tm/Tm de « Moneymaker » s'est montrée beaucoup moins fertile que « Moneymaker », l'hybride F_1 Tm/+ a eu une fertilité légèrement inférieure à celle de la lignée « Moneymaker ».

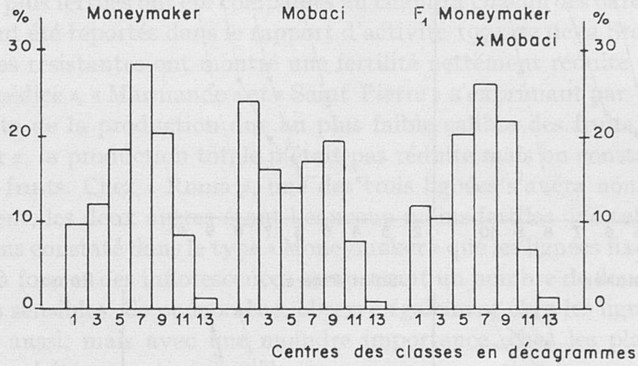


FIG. 1. — *Diagramme du calibrage de l'ensemble des fruits récoltés sur « Moneymaker », « Mobaci » et F_1 « Moneymaker × Mobaci »*

TABLEAU 3

Comparaison de la nouaison des génotypes Tm 2/Tm 2, Tm 2/+, +/+ et des parents récurrents (descendances par autofécondation de plantes Tm 2/+ obtenues après 16 recroisements de *L. peruvianum* par 5 variétés sensibles)

Types variétaux	Génotypes	Notes de fertilité globale (0 à 10), pourcentage de plantes notées								
		2	3	4	5	6	7	8	9	10
« Moneymaker »	Tm 2/Tm 2 ..	—	—	6	11	17	39	17	11	—
	Tm 2/+	—	—	—	8	—	25	42	17	8
	+/+	—	—	—	7	20	33	37	3	—
	récurrent	—	—	—	—	—	30	20	30	20
« Apédice »	Tm 2/Tm 2 ..	8	33	33	25	—	—	—	—	—
	Tm 2/+	—	3	23	20	37	13	3	—	—
	+/+	—	6	6	17	6	28	28	11	—
	récurrent	—	—	—	—	—	—	10	40	50
« Marmande »	Tm 2/Tm 2 ..	—	—	13	25	38	25	—	—	—
	Tm 2/+	—	—	—	14	—	33	43	10	—
	+/+	—	—	—	—	17	10	20	47	7
	récurrent	—	—	—	—	—	10	40	40	10
« Saint Pierre »	Tm 2/Tm 2 ..	—	—	—	8	15	46	31	—	—
	Tm 2/+	—	—	—	—	3	15	48	33	—
	+/+	—	—	—	—	—	14	50	36	—
	récurrent	—	—	—	—	11	—	22	67	—
« Roma »	Tm 2/Tm 2 ..	—	7	13	33	—	33	7	7	—
	Tm 2/+	—	—	—	16	26	39	16	3	—
	+/+	—	—	7	—	14	43	14	21	—
	récurrent	—	—	—	—	—	20	40	40	—

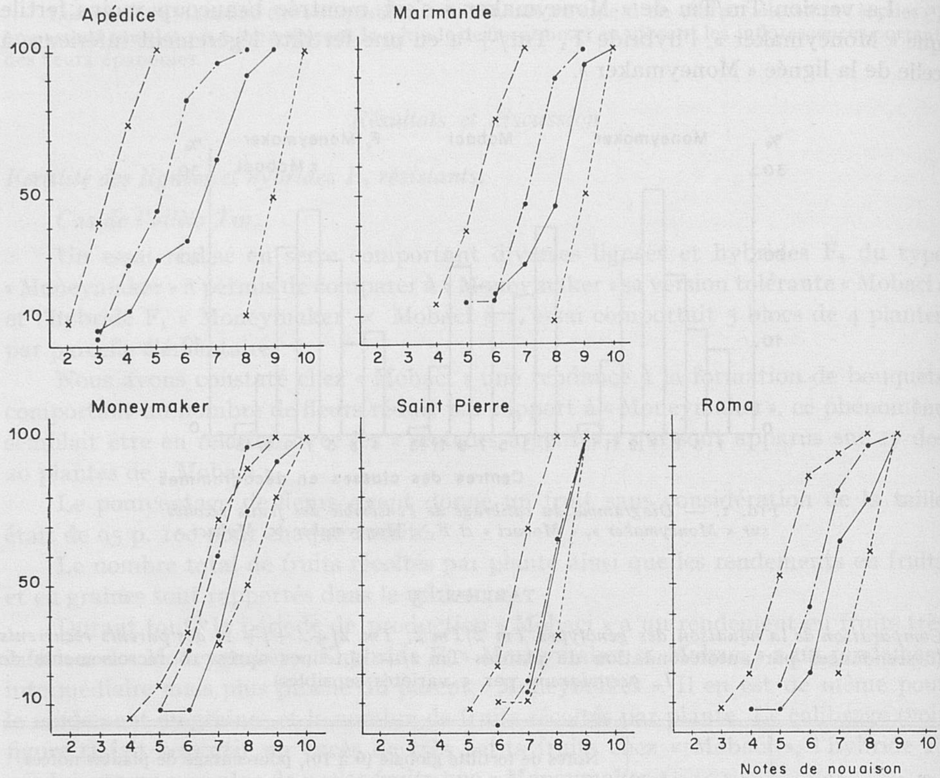


FIG. 2. — *Relation entre nouaison et génotypes pour Tm 2*
(plantes issues de l'autofécondation des 16$^{\text{èmes}}$ recroisements depuis *L. peruvianum*)

×-------× Parent récurrent
×——×——× Plantes Tm 2/Tm 2
●—·—·—● — Tm 2/+
●————● — + /+

Cas de l'allèle Tm 2.

Les descendances par autofécondation de plantes Tm 2/+ issues des onzièmes et seizièmes recroisements depuis *Lycopersicon peruvianum*, ont été cultivées au champ à raison de 20 plantes de 3 descendances par type variétal, ainsi que 10 plantes des parents récurrents. Nous avons comparé la fertilité globale de chaque génotype.

Les résultats de l'étude concernant les 11^{e} recroisements ont été reportés dans le rapport d'activité 1969-70 de la Station. Nous indiquerons ici ceux qui intéressent les 16^{e} recroisements ; le tableau 3 et la figure 2 permettent de comparer la nouaison des divers génotypes pour Tm 2.

Les plantes homozygotes pour Tm 2 sont nettement moins fertiles que les plantes hétérozygotes, elles-mêmes étant moins fertiles que les plantes sensibles. Il en était de même dans l'essai concernant les 11^{e} recroisements.

On constate également que les plantes sensibles sont dans l'ensemble moins fertiles que les parents récurrents correspondants, ce que nous avions déjà observé chez les descendances des 11^{e} recroisements et qui nous incita à poursuivre les recroi-

sements. Il se peut que la fertilité des parents récurrents, dont les plantes étaient groupées et connues au moment de leur notation, ait été systématiquement surestimée.

Dans chaque type variétal, les descendances de trois des plantes homozygotes pour Tm 2 les plus fertiles ont été comparées au champ à chacun des parents récurrent, les résultats ont été reportés dans le rapport d'activité 1971-72 de la Station.

Les lignées résistantes ont montré une fertilité nettement réduite chez les types variétaux « Apédice », « Marmande » et « Saint Pierre » s'exprimant par une réduction très importante de la production due au plus faible calibre des fruits. Chez le type « Moneymaker », la production totale n'était pas réduite mais on constatait un excès de très petits fruits. Chez « Roma », une des trois lignées s'avéra non différente du parent récurrent, les deux autres étant beaucoup moins fertiles que celle-ci.

Nous avons constaté dans le type « Moneymaker » que les lignées fixées pour Tm 2 ont tendance à former des inflorescences comportant un nombre de fleurs plus élevées que les lignées sensibles. Ce phénomène, observé également chez les lignées possédant Tm 2^2, existe aussi, mais avec une moindre importance, chez les plantes du type « Moneymaker » hétérozygotes pour Tm 2.

TABLEAU 4

Comparaison de la nouaison des génotypes Tm 2^2/Tm 2^2, Tm 2^2/+, +/+ et des parents récurrents
(descendances par autofécondation de plantes Tm 2^2/+ obtenues après 15 recroisements de « 630 818 » par 5 variétés sensibles)

Types variétaux	Génotypes	Notes de fertilité globale (0 à 10) pourcentage de plantes notées							
		3	4	5	6	7	8	9	10
« Moneymaker »	Tm 2^2/Tm 2^2 ..	—	7	13	33	43	3	—	—
	Tm 2^2/+	—	—	6	24	35	28	6	1
	+/+	—	—	5	—	47	24	24	—
	récurrent......	—	—	—	10	20	40	30	—
« Apédice »	Tm 2^2/Tm 2^2 ..	9	27	27	27	9	—	—	—
	Tm 2^2/+	4	4	11	22	33	22	4	—
	+/+	—	9	14	14	32	27	5	—
	récurrent......	—	—	—	—	10	80	10	—
« Marmande »	Tm 2^2/Tm 2^2 ..	—	67	22	11	—	—	—	—
	Tm 2^2/+	—	31	40	11	14	4	—	—
	+/+	—	13	19	31	19	13	6	—
	récurrent......	—	—	20	20	40	20	—	—
« Saint Pierre »	Tm 2^2/Tm 2^2 ..	—	—	14	29	43	14	—	—
	Tm 2^2/+	—	—	4	29	50	14	4	—
	+/+	—	—	—	25	31	31	13	—
	récurrent......	—	—	—	—	11	56	33	—
« Roma »	Tm 2^2/Tm 2^2 ..	—	12	12	41	29	—	6	—
	Tm 2^2/+	—	—	7	7	43	18	18	7
	+/+	—	—	—	33	13	27	20	7
	récurrent......	—	—	—	—	20	40	40	—

Cas de l'allèle Tm 2².

Après 9 et 15 recroisements depuis « 630818 » nous avons autofécondé des plantes Tm 2²/+ de chacun des 5 types variétaux. Trois descendances de 20 plantes par type variétal et 10 plantes des parents récurrents ont été cultivées. La fertilité globale des plantes a été ensuite comparée en fonction de leur génotype pour Tm 2².

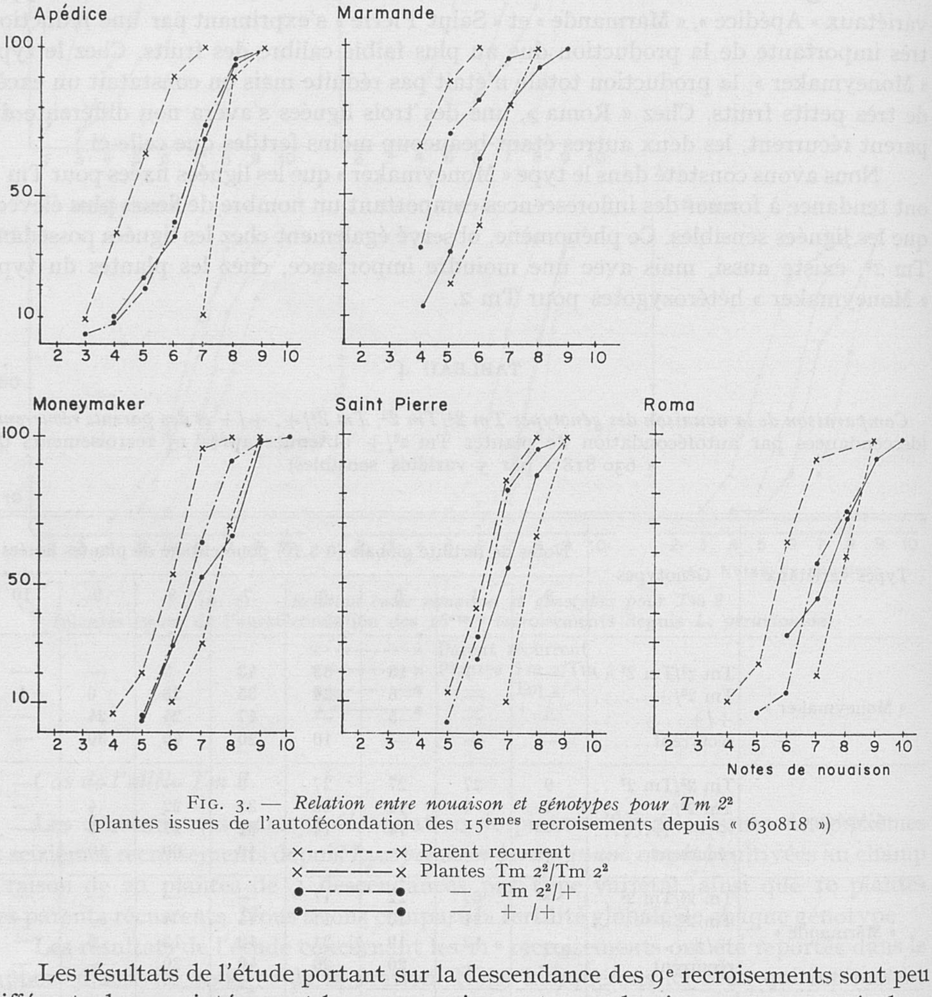


FIG. 3. — *Relation entre nouaison et génotypes pour Tm 2²*
(plantes issues de l'autofécondation des 15emes recroisements depuis « 630818 »)

Les résultats de l'étude portant sur la descendance des 9ᵉ recroisements sont peu différents de ceux intéressant les 15ᵉ recroisements, ces derniers sont rapportés dans le tableau 4 et la figure 3.

Pour chaque type variétal, les 3 lignées résistantes issues de l'autofécondation des 9ᵉ recroisements et provenant de plantes les plus fertiles ont été comparées au champ aux 3 lignées sœurs sensibles les plus fertiles et au parent récurrent correspondant. Ultérieurement, parmi les 6 lignées résistantes provenant des plantes issues de l'autofécondation des 15ᵉ recroisements ayant reçu la meilleure note de fertilité, nous avons sélectionné la lignée la plus proche du parent récurrent, celle-ci a été comparée

au champ à la meilleure lignée issue des 9^{e} recroisements et au parent récurrent.

Les résultats de cet essai ont été rapportés dans le rapport d'activité 1971-72 de la Station. Le poids moyen des fruits des lignées résistantes était toujours inférieur à celui des fruits du parent récurrent et de calibre plus hétérogène. Par contre, les inflorescences étaient plus importantes et par suite le nombre de fruits par plante était plus élevé, chez les types « Apédice » et « Moneymaker » et dans une moindre mesure chez « Marmande » ; il n'en était pas ainsi chez les types « Saint Pierre » et « Roma ». Par suite, le rendement par plante était peu différent sinon supérieur à celui de la lignée sensible correspondante, dans le cas des trois premiers types variétaux cités.

Au cours de ses travaux de sélection, ALEXANDER avait observé une liaison entre Tm 2^{2} et la formation de bouquets importants (ALEXANDER 1965), ainsi nous retrouvons ce phénomène à la fin de nos programmes de sélection concernant Tm 2 et Tm 2^{2} chez les types variétaux ayant déjà une tendance à former de gros bouquets.

Les lignées homozygotes pour Tm 2^{2} issues de 15 recroisements ne se sont, en aucun point montrées supérieures à celles provenant des onzièmes recroisements.

De nombreuses combinaisons hybrides Tm $2^{2}/+$ ont été réalisées. Lorsqu'elles proviennent d'un croisement entre une lignée résistante et une lignée sensible du même type variétal, les défauts de fertilité et d'exubérance des inflorescences sont réduits mais ne disparaissent pas complètement. Dans ce domaine des essais précis ont été réalisés avec les types « Moneymaker », « Apédice » et « Marmande ».

Certaines combinaisons F_1 Tm $2^{2}/+$ réalisées entre une lignée résistante et une lignée sensible de type variétal différent ont donné de très bons résultats. Il en était ainsi particulièrement dans le cas de la version Tm $2^{2}/+$ de l'hybride « Montfavet 63-5 ».

Cet hybride est le résultat du croisement « Porphyre » × « Apédice », la version Tm $2^{2}/+$ est obtenue en croisant « Porphyre » avec la lignée « Amor 91 » qui est une lignée homozygote pour Tm 2^{2} du type « Apédice » issue de 9 recroisements. Il semble intéressant de rapporter les résultats qui montrent qu'il est possible de masquer les défauts liés à Tm 2^{2}.

Nous avons comparé au champ :

— l'hybride F_1 « Amor 91 × Apédice » à « Apédice » et « Amor 91 »
— l'hybride F_1 « Amor 91 × Porphyre » à « Montfavet 63-5 ».

La première comparaison a montré que la production par plante était identique pour les 3. Le calibre des fruits de l'hybride était plus élevé que celui de la lignée résistante mais très inférieur à celui de la lignée sensible. Le nombre de fleurs et de fruits de la lignée Tm 2^{2}/Tm 2^{2} était supérieur à celui de l'hybride Tm $2^{2}/+$, lui même supérieur à celui de la lignée sensible.

Par contre, la seconde comparaison montra que les 2 hybrides étaient agronomiquement très voisins (figure 5), ceci s'est confirmé dans les essais de comportement réalisés dans diverses régions.

Cause du manque de fertilité des lignées résistantes.

Déficience de la pollinisation.

Un essai réalisé en conditions particulièrement défavorables à la nouaison, en automne en serre, a permis de comparer « l'effet du pollen » Tm 2^{2} et du pollen +

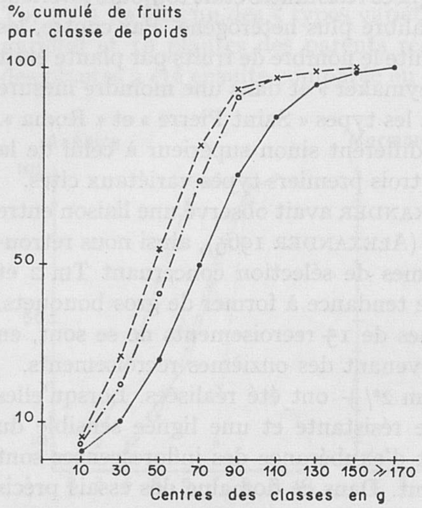


FIG. 4. — *Comparaison du calibre des fruits des génotypes Tm 2^2/Tm 2^2, Tm 2^2/+ et +/+ chez le type « Apédice »*

×——× « Amor 91 » Tm 2^2/Tm 2^2
○—·—·—○ F_1 « Amor 91 × Apédice » Tm 2^2/+
●——● « Apédice » +/+

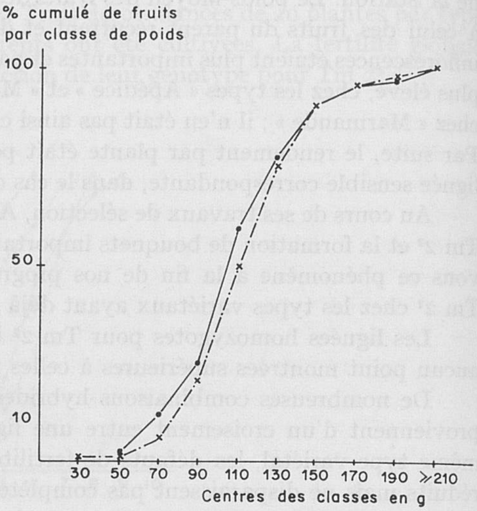


FIG. 5. — *Comparaison du calibre des fruits des génotypes Tm 2^2/+ et +/+ chez un hybride connu pour sa bonne fertilité*

×—·—·—× F_1 « Amor 91 × Porphyre » Tm 2^2/+
●——● F_1 « Monfavet 63-5 » ×/+

TABLEAU 5

Effets comparés du pollen Tm 2^2 et du pollen + sur la production en fruits et en graines d'une lignée homozygote pour Tm 2^2 et d'une lignée sensible et effet de la vibration mécanique des inflorescences de ces lignées.

Génotypes des plantes	Effets comparés	Poids récolté pour 1 fleur en fruit (g)	Poids récolté pour 1 fleur en graines (mg)
Tm 2^2/Tm 2^2	Castration puis pollinisation par Tm 2^2	86^{c}	220^{b}
—	Castration puis pollinisation par + ...	97^{bc}	250^{b}
—	Vibration mécanique .	111^{ab}	463^{a}
—	Fécondation libre .	25^{d}	24^{d}
+/+	Castration puis pollinisation par Tm 2^2	106^{b}	288^{b}
—	Castration puis pollinisation par + ...	97^{bc}	244^{b}
—	Vibration mécanique .	121^{a}	516^{a}
—	Fécondation libre .	62^{d}	111^{c}

Classement significatif des moyennes au seuil de probabilité de 0,05.

ainsi que l'effet de la vibration mécanique des inflorescences sur la production en fruits et en graines, chez une lignée homozygote pour Tm 2^2 du type « Moneymaker » et une lignée sensible sœur de la précédente. Les plantes étaient conduites sur une tige taillée à 4 bouquets, ceux-ci étaient limités à 6 fleurs. Les résultats sont rapportés dans le tableau 5.

S'il n'y a pas de différence significative entre le pouvoir fécondant du pollen Tm 2^2 et du pollen +, on constate un effet très important de la vibration des inflorescences sur la lignée sensible et encore plus sur la lignée résistante.

L'examen macroscopique des fleurs des 2 lignées montra que le style et les étamines de la version Tm 2^2 sont un peu plus longs que ceux de la version + mais surtout que le cône staminal est moins gonflé chez les plantes résistantes.

Cette différence de quantité de pollen entre plantes résistantes et plantes sensibles, retrouvée chez d'autres types variétaux à l'occasion de la collecte de pollen pour effectuer des croisements, peut expliquer les défauts de nouaison liés à Tm 2^2. Nous avons cherché à évaluer cette diminution en même temps que nous tentions de déceler un défaut du pouvoir fécondant du pollen Tm 2^2.

Déficience du pollen.

La germination *in vitro* du pollen Tm 2^2 et du pollen + a été comparée en goutte pendante d'une solution aqueuse d'acide borique à 50 p.p.m. et de lactose à 20 p. 100. Le pollen Tm 2^2 a germé en plus faible proportion et moins rapidement que le pollen + dans les divers essais réalisés avec les 5 types variétaux habituels. Les mêmes résultats ont été obtenus dans un essai concernant le pollen Tm 2 et le pollen Tm par rapport au pollen +.

La germination *in vivo* de pollen Tm 2^2 et de pollen + de lignées du type « Moneymaker » sur stigmates de plantes résistantes et sensibles, a montré également une déficience du pollen Tm 2^2.

Les disjonctions observées pour la résistance au cours des recroisements sont le plus souvent en accord avec l'hypothèse d'un gène incomplètement dominant, quelque soit le sens du recroisement. Nous avons vérifié qu'il n'y avait pas de différence entre les disjonctions observées à partir des semences provenant de la partie stylaire et de la partie pédonculaire des fruits, sachant que les premiers tubes polliniques arrivant dans l'ovaire fécondent les ovules de la partie stylaire (KEDAR, VERKERK 1968). L'essai a été réalisé avec les versions résistantes Tm 2^2 et sensibles de 3 types variétaux, les résultats sont rapportés dans le tableau 6.

Dans cet essai, il apparaît nettement que les disjonctions ne varient pas en fonction de la zone d'origine des semences dans les fruits.

La vitesse de traversée du style, par les tubes polliniques Tm 2^2 et +, a été comparée en pollinisant abondamment des stigmates de plantes sensibles mâles stériles (ms 35) du type « Moneymaker ». Le style était sectionné à sa base après un laps de temps variable suivant la pollinisation, les fruits formés étaient récoltés à maturité et les graines extraites et comptées. Les 3 essais réalisés en serre en automne (tabl. 7) n'ont pas permis de conclure à une différence de vitesse de traversée du style entre les deux types de pollen. A noter que 12 heures après la pollinisation quelques tubes polliniques ont déjà atteint l'ovaire, la plupart des tubes polliniques fécondant les ovules traversent le style en moins de 24 heures.

Par ailleurs, nous avons étudié la disjonction pour la résistance parmi les plan-

TABLEAU 6

Disjonctions observées pour la résistance contrôlée par le gène Tm 2^2 dans la descendance du recroisement lignée sensible × (F_1 sensible × résistant) en fonction du site des graines dans les fruits.

Types variétaux	Disjonctions observées			
	Zone stylaire		Zone pédonculaire	
	résistants	sensibles	résistants	sensibles
« Moneymaker » . .	51	36	45	32
« Marmande »	47	46	57	42
« Apédice »	37	51	32	51*
Totaux	135	133	134	125

Seule la disjonction indiquée * dévie du rapport théorique 1 = 1 ; le χ^2 calculé = 3,96 après correction de Yates est très légèrement supérieur au χ^2 de la table = 3,84, avec 1 degré de liberté au seuil de 0,05.

TABLEAU 7

Temps nécessaire au pollen Tm 2^2 et au pollen + pour atteindre l'ovaire après la pollinisation de plantes sensibles et pour ainsi assurer la fécondation
(essai en serre chauffée, en culture d'automne, avec le type « Moneymaker », 6 à 13 fleurs par cas)

Nombre d'heures entre pollinisation et coupe du style	Pollen	Nombre de semences pour 1 fleur pollinisée		
		Essai 1	Essai 2	Essai 3
12	Tm 2^2	4	—	—
	+	1	—	—
14	Tm 2^2	—	3	—
	+	—	6	—
15	Tm 2^2	—	—	0,8
	+	—	—	0,2
16	Tm 2^2	—	6	1,5
	+	—	14	2
17	Tm 2^2	—	—	2,4
	+	—	—	6,2
18	Tm 2^2	45	17	12
	+	64	45	19
19	Tm 2^2	—	—	7
	+	—	—	22
20	Tm 2^2	—	—	41
	+	—	—	21
24	Tm 2^2	65	77	—
	+	59	97	—
30	Tm 2^2	63	111	—
	+	143	95	—
Style non coupé	Tm 2^2	66	111	91
	+	86	122	161

tules provenant des graines issues de la pollinisation de « Monalbo ms35 » par le pollen de la F_1 « Monalbo × Monalbo Tm 2^2 », le style ayant été sectionné à sa base 19 heures après la pollinisation. La disjonction observée était de 33 plantules sensibles et 39 résistantes, elle ne déviait pas du rapport théorique 1 = 1 ($P\ \chi^2_c = 0{,}60$).

Si une déficience paraît exister en début de germination, il semble que les tubes polliniques Tm 2^2 parviennent aussi rapidement à l'ovaire que les tubes +. Elle ne saurait expliquer les défauts de fertilité liés à l'allèle de résistance.

Déficience de la production de pollen.

La quantité de pollen produite par les plantes homozygotes pour Tm 2^2 a été comparée à celle des plantes sensibles, dans les types variétaux « Moneymaker » et « Marmande », en automne, en serre. Les lignées résistantes provenaient des 9e recroisements réalisés à partir de la lignée « 630 818 » d'ALEXANDER. Les moyennes des 4 prélèvements sont rapportées dans le tableau 8 avec leur classement au seuil significatif de 0,05.

Dans un second essai, réalisé l'année suivante en automne, en serre, nous avons comparé la production de pollendes meilleures lignées de « Moneymaker » homozygotes pour l'un des gènes suivants : Tm 2^2, Tm 2 ou Tm, issues de nos programmes de

TABLEAU 8

Comparaison de la production de pollen, en mg par fleur, de versions résistantes (gène Tm 2^2) *de « Moneymaker » et « Marmande » et des lignées sensibles*

Types variétaux	Génotypes	Poids de pollen par fleur (mg)
« Moneymaker »	Tm 2^2/Tm 2^2	$0{,}16^c$
—	+/+	$0{,}54^b$
« Marmande »	Tm 2^2/Tm 2^2	$0{,}72^b$
—	+/+	$1{,}12^a$

Classement significatif au seuil de probabilité de 0,05.

TABLEAU 9

Comparaison de la production de pollen, en mg par fleur, de versions résistantes du type « Moneymaker » homozygotes pour Tm 2^2, Tm 2 ou Tm et de la lignée sensible correspondante

Génotypes	Poids de pollen par fleur (mg)
Tm 2^2/Tm 2^2	$0{,}31^b$
Tm 2/Tm 2	$0{,}31^b$
Tm/Tm	$0{,}26^b$
+/+	$0{,}61^a$

Classement significatif au seuil de probabilité de 0,05.

recroisements, à celle de la lignée sensible « Monalbo ». La moyenne des 8 prélèvements effectués est rapportée dans le tableau 9.

Ainsi la production de pollen des lignées porteuses de l'un des allèles contrôlant la tolérance ou l'hypersensibilité est très inférieure à celle de la lignée sensible du même type variétal.

Amélioration de la nouaison des plantes résistantes.

L'effet de l'application de substances de croissance et celui de la vibration des inflorescences ont été étudiés au cours de plusieurs essais sur des lignées et hybrides possédant les différents génotypes pour la résistance, dans le type « Moneymaker » puis dans d'autres types variétaux.

Effet d'un traitement auxinique sur des plantes Tm 2²/Tm 2², Tm/Tm, Tm 2² Tm/++ et +/+ du type « Moneymaker ».

L'essai a été réalisé au champ, les résultats sont rapportés dans le tableau 10.

TABLEAU 10

Effet d'un traitement auxinique (tomato-set) *sur la production de divers génotypes pour la résistance dans le type « Moneymaker »*

Génotypes	Traitement auxinique	Rendement kg par plante		Poids moyen du fruit en g	
		précoce	total	précoce	total
Tm 2²/Tm 2²	non	0,31^{e}	2,44^{d}	40^{f}	55^{e}
—	oui	1,12^{ab}	3,36^{ab}	75^{cd}	73^{cd}
Tm/Tm	non	0,39^{de}	2,45^{d}	55^{e}	68^{d}
—	oui	0,86^{c}	2,92^{c}	79^{bc}	80^{bc}
Tm 2²Tm/++	non	0,52^{d}	2,98^{bc}	55^{e}	67^{d}
—	oui	1,30^{a}	3,47^{a}	80^{b}	83^{ab}
+/+	non	0,52^{d}	3,49^{a}	73^{d}	82^{abc}
—	oui	1,04^{bc}	3,72^{a}	88^{a}	90^{a}

Classement significatif au seuil de probabilité de 0,05.

Le traitement n'a pas eu d'effet sur le nombre moyen de fleurs par bouquet et sur le nombre de fruits produits par plante qui ont été les suivants pour chacune des lignées et l'hybride F₁, avec classement significatif des moyennes au seuil de probabilité de 0,05.

	Nombre de fleurs par bouquet	Nombre de fruits par plante
Tm 2²/Tm 2²	12,5^{a}	49^{a}
Tm/Tm	10,2^{c}	40^{b}
Tm 2² Tm/++	11,2^{bc}	45^{a}
+/+	11,6^{ab}	45^{a}

Le traitement auxinique a eu un effet très important sur le poids moyen des premiers fruits et le rendement précoce des trois lignées et de l'hybride. Il en était de même pour le poids moyen de l'ensemble des fruits récoltés et le rendement total des génotypes résistants, mais pas chez la variété sensible.

Effet d'un traitement auxinique et de la vibration des bouquets sur des plantes Tm 2^2/Tm 2^2, Tm/Tm, Tm 2^2/+, Tm/+, Tm 2^2 Tm/++ et +/+ du type « Moneymaker ».

L'essai a été réalisé en serre, les résultats sont rapportés dans le tableau II.

TABLEAU II

Effet d'un traitement auxinique et de la vibration des inflorescences sur divers génotypes pour la résistance dans le type « Moneymaker »

T : Témoins sans traitement ;
A : Traitement auxinique,
V : Vibration des bouquets

Génotypes	Traitements	Nombre fleurs par bouquet	Nombre fruits récoltés par plante		Rendement kg par plante		Poids moyen du fruit en g	
			précoce	total	précoce	total	précoce	total
Tm 2^2/Tm 2^2	T	$18,8^{a}$	19^{gh}	83^{a}	$1,09^{ij}$	$4,17^{f}$	55^{i}	50^{i}
	A	$12,4^{cd}$	40^{a}	69^{bcd}	$3,45^{a}$	$5,35^{bc}$	86^{efg}	78^{ef}
	V	$14,4^{b}$	35^{b}	81^{a}	$2,63^{cde}$	$5,21^{bcd}$	76^{gh}	65^{gh}
Tm/Tm	T	$9,1^{hi}$	20^{g}	54^{fgh}	$0,94^{j}$	$2,43^{g}$	48^{i}	45^{i}
	A	$8,5^{i}$	28^{de}	50^{h}	$2,65^{bcde}$	$4,47^{ef}$	97^{bcd}	91^{bcd}
	V	$8,5^{i}$	22^{fg}	51^{gh}	$1,92^{h}$	$4,34^{ef}$	88^{def}	85^{cde}
Tm 2^2/+	T	$14,8^{b}$	20^{g}	75^{ab}	$1,44^{i}$	$4,78^{de}$	74^{h}	64^{gh}
	A	$12,2^{cde}$	33^{bc}	71^{bc}	$3,03^{b}$	$6,06^{a}$	93^{cde}	85^{cde}
	V	$12,8^{bc}$	34^{bc}	73^{b}	$2,69^{bcd}$	$5,18^{bcd}$	82^{fgh}	72^{fgh}
Tm/+	T	$10,3^{efghi}$	14^{i}	59^{efgh}	$1,09^{ij}$	$4,38^{ef}$	82^{fgh}	74^{fg}
	A	$9,3^{ghi}$	21^{g}	54^{fgh}	$2,49^{def}$	$5,44^{bc}$	107^{ab}	101^{ab}
	V	$9,6^{ghi}$	21^{g}	57^{efgh}	$2,01^{gh}$	$5,57^{b}$	99^{bc}	94^{abc}
Tm 2^2 Tm/++	T	$11,8^{cdef}$	15^{hi}	66^{bcde}	$1,10^{ij}$	$4,19^{f}$	72^{h}	62^{gh}
	A	$10,7^{defgh}$	30^{cd}	63^{cdef}	$2,88^{bc}$	$5,50^{b}$	97^{bcd}	88^{cde}
	V	$11,2^{cdefg}$	26^{def}	66^{bcde}	$2,30^{efg}$	$5,12^{bcd}$	90^{cde}	78^{ef}
+/+	T	$11,0^{cdefgh}$	13^{i}	58^{efgh}	$1,21^{ij}$	$4,97^{cd}$	93^{cde}	82^{def}
	A	$10,2^{fghi}$	20^{g}	60^{defg}	$2,34^{defg}$	$6,07^{a}$	111^{a}	102^{a}
	V	$9,9^{fghi}$	24^{efg}	58^{efgh}	$2,15^{fgh}$	$5,30^{bc}$	98^{bcd}	93^{abc}

Classement significatif au seuil de probabilité de 0,05.

Le nombre de fleurs par bouquet était très variable selon le génotype pour la résistance, le traitement auxinique a réduit considérablement le nombre de fleurs développées sur les bouquets supérieurs ainsi que le nombre de fruits de la lignée homozygote pour Tm 2^2.

Ce phénomène complique l'analyse des résultats, cependant il est net que les

deux traitements ont été très efficaces sur tous les génotypes au niveau de la production précoce. Le traitement auxinique a été supérieur à la vibration sur les génotypes Tm 2^2/Tm 2^2, Tm/Tm et Tm 2^2 Tm/++ en augmentant le nombre de fruits et leur poids moyen.

Le rendement total de tous les génotypes a été augmenté par le traitement auxinique qui, à ce niveau, s'est avéré supérieur à la vibration sur le seul génotype +/+ pour lequel d'ailleurs, le rendement total n'a pas augmenté avec la vibration.

Le calibrage des fruits a montré que les deux traitements ont amélioré l'homogénéité de la taille de ceux-ci pour tous les génotypes.

Effet de la vibration des bouquets de plantes de divers types variétaux et présentant différents génotypes pour la résistance.

Nous avons vérifié à plusieurs reprises l'intérêt de la vibration sur des hybrides ou lignées résistants de types très variés.

Dans un essai en serre au printemps, la vibration des inflorescences a été réalisée sur quatre hybrides d'origines diverses ayant l'un des génotypes suivants pour la résistance:

+/+, témoin sensible « Planet »,
Tm 2^2/+, un hybride hollandais « GAM » de Pannevis,
Tm 2^2 Tm/++, un hybride INRA,
Tm 2^2 Tm/Tm 2 Tm^+, un hybride anglais « Pagham Cross » du Glasshouse Crops Research Institute.

L'amélioration du rendement précoce n'a été nette que pour l'hybride Tm 2^2 Tm/Tm 2 Tm^+, l'accroissement du rendement total a été net pour ce même hybride et pour la combinaison Tm 2^2 Tm/++.

Pour tous les hybrides, le calibrage des fruits a été très amélioré, la vibration ayant assuré le grossissement de tous les fruits noués.

Les résultats de cet essai sont rapportés dans le tableau 12.

TABLEAU 12

Effet de la vibration des inflorescences sur des hybrides résistants d'origines diverses

Hybrides	Génotypes	Vibration	Rendement kg/plante		Pourcentage de fruits par calibre (diamètre m/m)					
			Précoce	Total	< 40	40–47	47–57	57–67	67–77	> 77
« Planet »	+/+	non	$2{,}26^{c}$	$4{,}65^{abcd}$	26	15	25	26	7	—
—		oui	$2{,}92^{abc}$	$4{,}54^{bcd}$	2	8	33	48	4	4
« GAM »	Tm 2^2/+	non	$2{,}99^{abc}$	$5{,}29^{abc}$	24	14	23	35	4	—
—		oui	$2{,}89^{abc}$	$5{,}41^{ab}$	1	11	56	31	—	—
hybride INRA	Tm 2^2 Tm/+ +	non	$2{,}80^{abc}$	$4{,}47^{cd}$	10	20	29	35	5	1
—		oui	$3{,}54^{a}$	$5{,}49^{a}$	2	3	32	53	8	2
« Pagham Cross »	Tm2^2 Tm/Tm 2Tm+	non	$2{,}19^{c}$	$3{,}57^{e}$	27	18	25	26	5	—
—		oui	$3{,}62^{a}$	$4{,}77^{abcd}$	1	10	41	41	7	—

Classement significatif au seuil de probabilité de 0,05.

Au champ, en culture précoce tuteurée, nous avons étudié l'effet de la vibration des inflorescences sur les meilleures lignées Tm 2^2/Tm 2^2 des 5 types variétaux déjà cités. L'effet de celle-ci a été très marqué chez toutes les lignées au niveau du taux de nouaison et de la taille des fruits des premiers bouquets ayant fleuri très tôt. Il était très faible ou inexistant sur les bouquets supérieurs.

Dans un autre essai au champ nous avons vibré les inflorescences de l'hybride F_1 « Montfavet 63-5 » et de 3 hybrides Tm 2^2 Tm/++ de ce type variétal. La vibration a amélioré le rendement précoce en assurant le développement des fruits qui, en fécondation libre, surtout sur les hybrides résistants, sont restés petits par suite d'un manque de pollinisation.

TROISIÈME PARTIE

EXTENSION DES NÉCROSES DUE AU RETARD DE LA RÉACTION D'HYPERSENSIBILITÉ

Matériel et méthodes

La réaction d'hypersensibilité contrôlée par Tm 2 et Tm 2^2 est rapide à l'état homozygote, la réaction nécrotique est généralement invisible, cependant des nécroses limitées sont parfois visibles sur les cotylédons lorsque l'inoculation est réalisée sur ceux-ci par temps chaud et ensoleillé.

Dans ces conditions, à l'état hétérozygote, les nécroses sont plus nombreuses et plus étendues sur les cotylédons inoculés puis quelques jours plus tard elles atteignent le sommet de la plantule. La mort par nécrose généralisée peut survenir si l'inoculation a été précoce, sinon la plante poursuit sa croissance avec des symptômes plus ou moins nécrotiques.

Les hybrides F_1 Tm 2^2/+ s'avérant fertiles, certaines combinaisons de ce type ont été expérimentées dans divers pays. Nous avons ainsi essayé durant trois années consécutives dans des serres de différentes régions, l'hybride F_1 « Amor × Porphyre » du type « Montfavet 63-5 », les hollandais ont expérimenté divers hybrides dont la F_1 « GAM ». Dans nos essais les F_1 Tm 2^2/+ résistaient parfaitement au TMV puis la troisième année, dans des serres méridionales où les plantes sensibles voisines étaient très mosaïquées dès le début de la culture, de graves nécroses apparurent sur les plantes Tm 2^2/+. Aux Pays-Bas les nécroses apparurent en culture d'été mais mais pas en hiver (VAN VLIET, 1968).

Le sommet des plantes, les repousses et les fruits se nécrosaient, ces derniers tombaient avant maturité. Ainsi, les organes atteints par la nécrose sont ceux dont la multiplication cellulaire est active.

Des essais ont été conduits pour étudier les conditions favorables à l'expression des nécroses, ils portèrent essentiellement sur l'influence de la température.

Parallèlement, nous avons étudié les différences de sensibilité aux nécroses que nous soupçonnions exister entre les allèles Tm 2 et Tm 2^2, ainsi que l'influence du contexte génotypique dans lequel se trouvaient ces allèles à l'état hétérozygote.

Enfin nous avons étudié le comportement des divers génotypes possibles vis-à-vis des différentes races du virus.

Les essais ont été réalisés en serre, entre mai et octobre à la lumière naturelle, et en chambre climatisée sous un éclairage artificiel fourni par des tubes fluorescents, l'intensité étant alors d'environ 5 000 lux au niveau des plantules et la durée habituelle de l'éclairage de 16 h par jour.

Les plantules étaient élevées en terrines de terreau et inoculées à l'âge de 10 à 12 jours selon la méthode déjà décrite dans le paragraphe « Méthode d'infection artificielle ».

Des différences de pouvoir nécrosant ont été observées entre les souches de la race 0 de notre collection, la souche Limasset utilisée au laboratoire a un pouvoir nécrosant assez faible sur les plantes Tm 2^2/+.

Plusieurs combinaisons Tm 2^2/+ s'avérèrent très nécrosées après inoculation, certaines d'entre elles ont été utilisées dans nos essais, en particulier un hybride du type « Moneymaker ».

Les études sur les différences entre les allèles Tm 2 et Tm 2^2 et sur l'influence du contexte génotypique, puis ultérieurement celles portant sur la sensibilité des hybrides Tm 2^2 Tm/++ à la race 1 ont été conduites en utilisant des hybrides produits à partir des lignées issues de nos programmes de recroisements.

Résultats et discussion

Influence de la température.

Si l'intensité lumineuse a une influence probable sur l'expression des nécroses, la température paraît être le facteur primordial.

Nos résultats sont en accord avec les travaux étrangers (CIRULLI et ALEXANDER, 1969), ils établissent que le seuil de température au-delà duquel apparaissent les nécroses sur les plantes Tm 2^2/+ inoculées avec les isolats communs, se situe à environ 28°C.

Nous avons observé après 16 jours en chambres climatisées aux températures constantes indiquées ci-dessous, les pourcentages suivants de plantules Tm 2^2/+ nécrosées :

16 à 20°C	0 p. 100
24 à 25°C	0 —
30 à 32°C	29 —

Dans un autre essai nous avons noté les pourcentages suivants pour les régimes indiqués ci-dessous :

serre avec température variant de 11 à 30°C	79 p. 100
chambre avec température constante de 30°C	76 —

Ainsi les nécroses généralisées se produisent lorsqu'il y a des pointes élevées de température, mais elles peuvent aussi apparaître sous une température élevée constante, les Tomates hétérozygotes pour l'hypersensibilité ont donc un comportement différent des Tabacs hypersensibles qui ne se nécrosent qu'après un retour à température plus basse (MARTIN et CALLET, 1966).

Différence entre les allèles d'hypersensibilité et influence du contexte génotypique.

Au cours des travaux visant à introduire Tm 2 et Tm 2^2 dans une même série de variétés, nous avons remarqué que les plantes Tm 2/+ se nécrosent moins fréquemment que les plantes Tm 2^2/+ après inoculation précoce avec une souche commune. En même temps, nous avons remarqué une influence du contexte génotypique dans lequel se trouvait chacun de ces allèles à l'état hétézozygote. Ceci a été vérifié par des essais plus précis.

Dans le tableau 13 nous rapportons les résultats de 2 essais effectués avec les types variétaux « Moneymaker » et « Montfavet 63-5 », le pourcentage de plantules nécrosées a été noté un mois après l'inoculation.

Le type variétal « Moneymaker » est plus favorable à l'expression des nécroses que le type « Montfavet 63-5 » mais surtout, Tm 2^2 entraîne une plus grande sensibilité aux nécroses que Tm 2. Dans d'autres essais, nous avons vérifié que les plantes hétérozygotes pour l'allèle Tm 2 lié à nv étaient également peu sensibles aux nécroses.

TABLEAU 13

Comparaison d'hybrides Tm 2/+ et Tm 2 Tm 2^2/+, appartenant à deux types variétaux différents pour l'expression des nécroses, après inoculation avec un isolat de race O de TMV

Type variétal	Génotype pour la résistance	Pourcentage de plantes nécrosées	
		1er essai	2e essai
« Moneymaker »	Tm 2/+	2	2
—	Tm 2^2/+	54	87
« Montfavet 63-5 »	Tm 2/+	2	1
—	Tm 2^2/+	19	54

Intérêt de la combinaison tolérance + hypersensibilité.

Certains travaux (Pelham, 1965) ont montré que les hybrides réalisés entre lignées homozygotes pour Tm 2 lié à nv et lignées fixées pour Tm ne se nécrosent pas après inoculation avec la race O. Nous avons réalisé plusieurs essais pour vérifier qu'il en était ainsi avec les hybrides hétérozygotes pour Tm 2^2 et Tm, les résultats relevés un mois après l'inoculation sont rapportés dans le tableau 14.

TABLEAU 14

Comportement des hybrides hétérozygotes pour Tm 2^2 et Tm après inoculation avec un isolat de race O de TMV

Type variétal	Génotype pour la résistance	Pourcentage de plantules nécrosées
« Marmande »	Tm 2^2/Tm 2^2	0
—	Tm 2^2/+	28
—	Tm 2^2 Tm/++	0
« Moneymaker »	Tm 2^2/Tm 2^2	0
	Tm 2^2/+	64
	Tm 2^2 Tm/++	0

Parallèlement des essais de comportement des mêmes hybrides Tm 2^2 Tm/++ ont été effectués en plaçant de petites parcelles de ceux-ci dans plusieurs serres méridionales, au milieu de la culture contaminée naturellement. Ultérieurement un hybride expérimental proche du type « Montfavet 63-5 » et possédant le génotype Tm 2^2 Tm/++ a été diffusé durant deux années dans diverses régions. Aucun cas de nécrose n'a été relevé dans les essais.

Nous avons cultivé en serre à la Station 36 plantes de chacun des hybrides possédant les génotypes indiqués ci-dessous, en intercalant des plantes sensibles

inoculées avec la race O. Des pointes journalières de température dépassaient 25°C. Après 3 mois de culture nous avons observé les pourcentages suivants de plantes nécrosées :

type « Marmande »	$Tm\ 2^2/+$	1 p. 100
	$Tm\ 2^2\ Tm/++$	0 —
type « Moneymaker »	$Tm\ 2^2/+$	6 —
	$Tm\ 2^2\ Tm/++$	0 —

Effet de la race 1 sur les plantes hétérozygotes pour la tolérance et l'hypersensibilité.

Les plantes $Tm\ 2^2\ Tm/++$ se comportant bien vis-à-vis des souches communes de TMV, nous avons étudié leur réaction après inoculation avec la race 1 adaptée à la tolérance contrôlée par le gène Tm. Un essai a été réalisé avec des hybrides du type « Moneymaker » et un autre essai avec des hybrides du type « Marmande ». Les pourcentages de plantes nécrosées un mois après l'inoculation sont rapportés dans le tableau 15.

TABLEAU 15

Comportement des hybrides hétérozygotes pour Tm 2² et Tm après inoculation avec un isolat de race 1 de TMV

Génotype	Pourcentage de plantules nécrosées	
	Race 0	Race 1
Essai 1 (type « Moneymaker ») :		
$Tm\ 2^2/Tm\ 2^2$	0	0
$Tm\ 2^2/+$	48	47
$Tm\ 2^2\ Tm/++$	0	29
Essai 2 (type « Marmande ») :		
$Tm\ 2^2/Tm\ 2^2$	—	0
$Tm\ 2^2/+$	—	31
$Tm\ 2^2\ Tm/++$	—	61

Ainsi les hybrides $Tm\ 2^2\ Tm/++$ résistent sans se nécroser aux souches communes mais se nécrosent aussi gravement que les hybrides $Tm\ 2^2/+$ lorsqu'ils sont infectés avec la race 1.

Cette race, adaptée à la tolérance, n'était pas répandue en France jusqu'à ces dernières années, contrairement aux Pays-Bas et à la Grande-Bretagne où elle a été sélectionnée et multipliée par la diffusion momentanée de quelques hybrides Tm/+.

La situation change en France, car depuis 3 ans la prémunition des tomates se répand, or la souche atténuée d'origine hollandaise utilisée appartient à la race 1. Nous l'avons trouvée capable de provoquer des nécroses sur les hybrides $Tm\ 2^2\ Tm/++$, aussi bien après inoculation artificielle qu'après culture au voisinage de plantes sensibles prémunies (LATERROT, 1972). Nos observations se sont confirmées en 1973. Les virologistes recherchent actuellement une souche atténuée de la race O,

afin de ne pas compromettre une des voies actuelles de la sélection pour la résistance au TMV. Il est possible que la souche actuellement utilisée pour la prémunition ne se conserve que très mal dans le sol et sur les structures des serres et que par conséquent, les hybrides Tm 2^2 Tm/++ puissent être cultivés sans dommage dans une serre ayant hébergé l'année précédente des plantes prémunies. Cependant l'expérimentation des hybrides résistants possédant ce génotype est délicate.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES, ORIENTATION ACTUELLE DE LA SÉLECTION

Depuis une dizaine d'années, les programmes de sélection de tomates résistantes au TMV se sont développés. Ils tendent à l'utilisation des allèles contrôlant la résistance aux loci Tm et Tm 2.

La tolérance contrôlée par Tm s'est avérée liée à de tels défauts, essentiellement de mise à fruit, que ce gène est inutilisable à l'état homozygote. A l'état hétérozygote, la tolérance est trop faible et il y a multiplication rapide de souches adaptées. Les quelques hybrides Tm/+ un moment diffusés, aux Pays-Bas et en Grande-Bretagne, ont été abandonnés.

L'hypersensibilité est liée également à des défauts de fertilité surtout nets sous des conditions médiocres de mise à fruit, ce qui est souvent le cas en cultures abritées. Cependant, le niveau de résistance est tel que l'emploi de techniques améliorant la nouaison, et déjà utilisées sur les variétés sensibles, peut se justifier. Ainsi la vibration des inflorescences et le traitement auxinique se sont montrés efficaces.

Si les hybrides F_1 Tm 2/+ ou Tm 2^2/+ présentent une fertilité et des qualités suffisantes, ils se nécrosent parfois très gravement par temps chaud par suite d'un retard dans la réaction d'hypersensibilité, ce qui ne permet pas d'envisager leur culture sous serre. Bien que le risque soit moins grand avec les plantes Tm 2/+ il est délicat de préconiser leur culture d'autant que la race 2, envers laquelle l'allèle Tm 2 est inefficace, a été isolée plusieurs fois par les sélectionneurs.

Il serait possible de cultiver des hybrides Tm 2^2/+ en plein champ avec peu de risques de nécroses mais il est difficile d'envisager la commercialisation de tels hybrides pour une utilisation limitée en plein air, car les cultivateurs seront tentés de les utiliser sous serres.

Les études ont surtout porté jusqu'ici sur le comportement d'hybrides possédant les génotypes :

Tm 2^2 Tm/++ ou Tm 2 Tm/++

réalisés en croisant des lignées hypersensibles avec des lignées tolérantes. Un effort est fait pour créer des lignées homozygotes à la fois pour l'hypersensibilité et la tolérance et qui sont ensuite croisées avec des lignées sensibles. Il paraît possible d'obtenir des hybrides valables de ces types, certains sont déjà en expérimentation. Cependant, un risque de nécrose existe lorsqu'ils sont en présence de la race 1, ce qui est le cas dans les cultures de tomates prémunies avec la souche actuellement utilisée.

Les autres voies de sélection sont également étudiées, les hybrides des génotypes suivants sont observés pour leur fertilité et la qualité des fruits :

$$F_1\ Tm\ 2^2/Tm\ 2^2$$
$$F_1\ Tm\ 2^2/Tm\ 2$$
$$F_1\ Tm\ 2^2\ Tm/Tm\ 2\ Tm^+$$

La dernière formule présenterait le plus de sécurité et retarderait l'apparition de souches adaptées, elle nécessite la sélection de lignées homozygotes à la fois pour l'un des allèles d'hypersensibilité, Tm 2 ou Tm 2^2, et pour Tm.

Les travaux en cours permettront de connaître les possibilités d'utilisation de ces divers génotypes. Si des défauts de fertilité demeurent, mais que la qualité des fruits est suffisante, il sera toujours possible d'appliquer une technique artificielle d'amélioration de la mise à fruit.

Reçu pour publication en août 1973.

SUMMARY

RESISTANCE OF THE TOMATO TO TOBACCO MOSAIC VIRUS.
DIFFICULTIES IN THE SELECTION OF RESISTANT VARIETIES

Breeding of tomatoes resistant to TMV is faced with several problems, which make it difficult to exploit the tolerance issued from *Lycopersicon hirsutum* (allele Tm) or the hypersensibility (alleles Tm ² and Tm 2^2) found in *Lycopersicon peruvianum.*

After performance of the delicate interspecific crosses, the breeders encountered a linkage between the alleles for resistance and a decreased level of fertility, which is mainly the result of reduced pollen production in plants homozygous for one or another factor of resistance.

The dominance of the resistance factors is incomplete : tolerance plants of genotype Tm/+ are attacked relatively fast, serious necrosis occur in infected Tm 2/+ and more frequently in Tm 2^2/+ plants at high temperatures. The importance of these necrosis differs widely with the genotypic general context of the hybrids, but nevertheless it seems dangerous to grow hybrids heterozygous for the hypersensibility alleles.

The most frequent and promising attempts to solve the problems are made by combining tolerance with hypersensibility in a single hybrid or by breeding hybrids homozygous for the hypersensibility alleles.

A considerable improvement in fruit set can be obtained by vibration of the inflorescences or by application of auxins. The techniques might show promising if it will prove impossible to obtain hybrids of genotypic combinations completely masking the inherent defects in fertility.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALEXANDER L. J., 1965. Breeding tomatoes for mosaic resistance. *Ohio Agr. Exp. St. Research Summary*, **1**.

CIRULLI M., ALEXANDER L. J., 1969. Influence of temperature and strain of TMV on resistance in a tomato breeding line derived from *Lycopersicon peruvianum. Phytopathology*, U. S. A., **59**, 9, 1287-1297.

JOHN INNES INSTITUTE, 1960. Silver sector, 51st report, 9.

KEDAR N., VERKERK K., 1968. The relationship between number, position in the fruit and genotype of tomato seeds. *Neth. J. agric. Sci.*, **16**, 123-131.

LATERROT H., 1968. Contribution à l'amélioration de la tomate pour la résistance aux maladies et notamment à celle causée par le virus de la Mosaïque du Tabac. *Mémoire présenté au Conservatoire National des Arts et Métiers pour l'obtention du titre d'Ingénieur diplomé par l'état* (*agriculture*), 117 p.

LATERROT H., PECAUT P., 1968. Incidence du traitement thermique des semences de tomate sur la transmission du virus de la Mosaïque du tabac. *Études de Virologie, Ann. Epiphyties*, **19**, nº hors série, 159-164.

LATERROT H., PECAUT P., 1969. Gene Tm 2 = new source. *Report of Tomato Genetics Cooperative*, **19**, 13-14.

LATERROT H., 1972. Étude de l'appartenance raciale de la souche de TMV utilisée pour la prémunition de la tomate. *Bulletin ronéotypé de la Station d'Amélioration des Plantes Maraîchères*, 3 p.

MARROU J., MIGLIORI A., 1971. Essai de protection des cultures de tomate contre le virus de la Mosaïque du Tabac : mise en évidence d'une spécificité étroite de la prémunition entre souches de ce virus. *Ann. Phytopath.*, **3**, 4, 447-459.

MARTIN C., GALLET M., 1966. Contribution à l'étude de l'action de la température sur la réaction d'hypersensibilité de certains hôtes à l'égard du virus de la Mosaïque du tabac. *C. R. Acad. Sci., Fr.*, **262**, 646-649.

MIGLIORI A., MARROU J., 1970. Le virus de la Mosaïque du Tabac dans le sol : influence sur la dissémination de ce virus dans les cultures de tomate. *Ann. Phytopathol.*, **2**, 4, 669-680.

MIGLIORI A., GINOUX G., PEYRIÈRE S., MARROU J., MUSARD M., FAUVEL M., 1972. Application de la prémunition, contrôle de la Mosaïque du Tabac dans les cultures de Tomate sous serre. *Pépiniéristes, Horticulteurs, Maraîchers*, 132, 15-19.

PELHAM J., 1965. TMV resistance. *Rep. Glasshouse Crops Res. Inst.*, 1964, 49-50.

PELHAM J., 1966. Resistance in tomato to tobacco mosaic virus. *Euphytica*, **15**, 258-267.

PELHAM J., 1972. Strain-genotype interaction of tobacco mosaic virus in tomato. *Ann. Appl. Biol.*, **71**, 219-228.

RAST A. TH. B., 1972. In Jaarverslag 1972. *Instituut voor Plantenziektenkundig Onderzoek*, Wageningen Pays-Bas.

Station d'Amélioration des Plantes Maraîchères, I. N. R. A., Montfavet. *Rapports d'activité*, 1961 à 1972.

VAN VLIET G., 1968. Necrotic plants in heterozygous Tm 2 material. *Report of the meeting of the Eucarpia Tomato working group, Wageningen, 26-24 April 1968*, 3 p.

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (4), 315-332.

HÉRÉDITÉ DE LA RESTAURATION DE LA FERTILITÉ MÂLE CHEZ LES BLÉS HYBRIDES

I. — RÉSULTATS PRÉLIMINAIRES

P. AURIAU*, P. PLUCHARD** et J. de BUYSER***

avec la collaboration technique de C. FALLOT et C. DEPATUREAUX

* *Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes*
Centre national de Recherches agronomiques, I. N. R. A.,
78000 Versailles

** *Domaine Brunehaut, Estrées en Chaussée,*
80200 Péronne

*** *Laboratoire d'Amélioration des Plantes,*
Faculté des Sciences, B. 360,
91400 Orsay

RÉSUMÉ

Les études effectuées par différents chercheurs sur le déterminisme génétique de la restauration de la fertilité mâle en présence d'un cytoplasme étranger aboutissent parfois à des résultats différents. Mais ces différences peuvent s'expliquer par une influence générale des génotypes étudiés en interaction avec le milieu ou par le choix de critères de restauration différents.

Les observations faites à Versailles en 1972 ont abouti à émettre l'hypothèse de gènes modificateurs actifs seulement en présence des gènes majeurs. L'étude entreprise a commencé par la comparaison de différents critères de fertilité sur une série d'hybrides F_1. On a montré que le plus discriminant est le pourcentage moyen d'épillets stériles par épi (TS) après ensachage. Le TS d'un hybride F_1 pourvu qu'il y ait restauration, dépend du génotype maternel autant que du génotype paternel. On est donc amené à effectuer une distinction entre la restauration de la fertilité (RF) et le taux de stérilité (TS) qui se montre particulièrement utile dans l'étude de la disjonction de la F_2 *ms* « Capitole » × « Palmaress ». Dans ce croisement la RF dépend d'au moins deux gènes, mais la disjonction de TS parmi les plantes fertiles ne peut pas s'expliquer par la seule action de deux gènes de RF. Elle pourrait s'expliquer par la disjonction de trois gènes de restauration à effets complémentaires. Mais on peut aussi supposer RF et TS régis par des gènes différents. Lors de la discussion de nouvelles recherches sont envisagées.

INTRODUCTION

Dès 1914 VON TSCHERMAK avait signalé qu'il obtenait des plantes à anthères non fonctionnelles en croisant des *Aegilops* par des blés. Des faits semblables ont été signalés par TRABUT (1919), BLARINGHEM (1923), LEIGHTY *et al.* (1926) enfin par OEHLER (1923). En 1934, LILIENFELD et KIHARA ont signalé la stérilité mâle des hybrides réalisés en croisant *Triticum timopheevi* par des cultivars appartenant aux autres groupes de *Triticum*. Ces résultats ont d'abord été attribués à des irrégularités méiotiques ; mais LEIGHTY, SANDO et TAYLOR (1926) puis VON TSCHERMAK (1933) indiquaient déjà que le degré de fertilité des hybrides intergénétiques dépendait souvent du sens du croisement. C'est KIHARA (1951) qui a mis en évidence le rôle de l'interaction du noyau et du cytoplasme sur la stérilité mâle en transférant par une série de recroisements un noyau de blé dans le cytoplasme d'*Aegilops caudata*. WILSON et ROSS (1962) ont obtenu le même résultat en utilisant le cytoplasme de *T. timopheevi*.

Le cytoplasme commun à *T. timopheevi* et à *T. zhukovskyi* a depuis servi à obtenir les équivalents mâle-stériles de nombreux cultivars de blé, et WILSON (1968) indique que la lignée mâle-stérile tirée de « Bison » est encore mâle-stérile après quatorze rétrocroisements sur ce cytoplasme. KIHARA (1968) a montré la complexité des relations nucléoplasmiques avec leur incidence sur la fertilité mâle chez les *Triticinae*.

MAAN et LUCKEN (1968, 1971, 1972) ont indiqué qu'on pouvait obtenir la stérilité mâle chez *T. vulgare* en utilisant les cytoplasmes de *T. boeticum*, *Ae. speltoides* et *S. cereale*.

Cependant jusqu'à présent la plupart des recherches visant à des applications pratiques ont utilisé le cytoplasme de *T. timopheevi* parce qu'il n'entraîne pas d'effets secondaires apparents.

Mais la stérilité mâle nécessaire chez le parent femelle ne permet l'expression de l'hétérosis chez l'hybride qu'à condition de restaurer la fertilité par l'action de gènes dominants. FUKASAWA (1958) a découvert chez *T. dicoccon* var. *kotschyanum* des facteurs de restauration efficaces sur le cytoplasme d'*Ae. ovata*. SCHMIDT *et al.* (1962) ont montré l'existence de facteurs efficaces sur le cytoplasme de *T. timopheevi* dans des descendants de croisements entre *T. timopheevi* et *T. aestivum*. OEHLER et INGOLD (1966) ont montré que chez *T. aestivum*, le cultivar français « Primépi » restaurait la fertilité des lignées mâle-stériles sur cytoplasme de *T. timopheevi*. Puis une série de sources de restauration ont été découvertes chez *T. aestivum*, et ZEVEN (1967) a tenté de les classer d'après leurs origines généalogiques. INGOLD (1968) a effectué la même tentative pour les cultivars « Primépi » et « Palmaress ». Il existe des liens de parenté étroits entre les sources de restauration suivantes : « Primépi », « Palmaress », « Professeur Marchal », « Ministre », « Blé d'or », « Mina », « Norda », « Marco », « Hybride 46 », et « Sambo ». Mais d'autres sources de restauration n'ont pas de lien de parenté connu avec les précédentes.

Le déterminisme héréditaire de la restauration a d'abord été étudié sur les générations en disjonction ou à l'aide de rétrocroisements. LIVERS (1964) a montré que sur une lignée issue du croisement *T. timopheevi* × « Marquis[3] », la restauration

dépendait de deux gènes complémentaires. Étudiant la même source de restauration, SCHMIDT (1964) pense qu'il existe aussi des gènes modificateurs chez *T. aestivum*. GOUJON et INGOLD (1967) ont signalé que les disjonctions obtenues en croisant des lignées mâle-stériles par « Primépi » ou par « Palmaress » s'accordaient à l'hypothèse d'un gène dominant de restauration. MILLER et SCHMIDT (1970) indiquent que « Primépi » porterait deux gènes de restauration qui, réunis à l'état hétérozygote, assurent une complète restauration, et SHEBESKI (1970) indique que dans certains croisements, deux autres gènes de « Primépi » ont un effet modificateur. SAGE (1972) étudiant un croisement complexe où se combinaient trois sources différentes de restauration, a vérifié que les disjonctions observées pouvaient s'expliquer par l'action de trois gènes additifs dont les degrés de dominance et d'efficacité étaient différents.

Les contradictions apparentes entre toutes ces conclusions s'expliquent certes par la nature des matériels végétaux étudiés, mais peut-être aussi par les différences entre les conditions de milieu et par les critères de fertilité retenus. WELSH et KLATT (1971) ont précisé que la température est le plus important des facteurs du milieu. La déhiscence des anthères et la fertilité du pollen ont souvent servi de critère d'appréciation de la fertilité-mâle. Certains auteurs comme SCHMIDT (1964) ont ensaché les épis et compté les grains obtenus. MCCUISTION a trouvé une bonne corrélation entre la déhiscence des anthères et le nombre de grains par épi ensaché pour des populations en disjonction. Mais cet auteur n'a pas retrouvé cette corrélation sur des lignées restauratrices étudiées dans des stations différentes.

D'autres travaux ont permis de localiser les gènes de restauration en utilisant une série monosomique comme intermédiaire entre la lignée mâle-stérile et la lignée restauratrice. Des chromosomes porteurs de gènes modificateurs ont ainsi été signalés par certains auteurs. Mais ROBERTSON et CURTIS (1967) font observer que la proportion de gamètes mâles à vingt chromosomes peut être bien supérieure aux 4 p. 100 théoriques. YEN FU SUN *et al.* (1969) indiquent en outre que certaines séries monosomiques, notamment celle de « *Chinese Spring* », portent elles-mêmes des gènes modificateurs. C'est pourquoi BAHL *et al.* (1970) ont croisé directement une série monosomique mâle-stérile par les lignées restauratrices étudiées.

Les résultats les plus sûrs de ces recherches sont résumés au tableau 1. Huit chromosomes porteurs de gènes de restauration ont déjà été identifiés.

Ces résultats attirent l'attention sur le rôle particulier joué par les chromosomes de la série homéologue 1, qui, à une exception près, portent les gènes qualifiés de majeurs. Mais c'est le chromosome 1 A qui est en cause dans les lignées restauratrices dérivées de *T. timopheevi*, tandis que c'est le chromosome 1 B chez les cultivars restaurateurs de *T. aestivum*.

A un chromosome de la série 1 sont presque toujours associés des chromosomes porteurs de gènes qualifiés de mineurs ou de modificateurs.

Cet ensemble de résultats conduit à se poser les questions suivantes :

— Peut-il y avoir additivité des effets des gènes majeurs portés par les chromosomes 1 A et 1 B ?
— L'action des gènes mineurs est-elle la même en présence de tous les gènes majeurs ? leur action est-elle additive ?
— Comment adapter les techniques de sélection à cette complexité sans coût excessif ?

A Versailles les recherches visant à exploiter la vigueur hybride du blé ont commencé en 1964 à partir de *ms* « Bison » et des lignées restauratrices R_1, R_2 et R_3 gracieusement fournies par le docteur WILSON et issues de croisements avec *T. timopheevi*.

TABLEAU I

Localisation chromosomique des caractères de restauration

Lignées restauratrices	Localisation des caractères de restauration	
A. Source *T. timopheevi* :		
T. timopheevi × « Marquis[3] »	1A	ROBERTSON et CURTIS (1967)
R_1 × « Lee »	1A, 5A	TALAAT, MAAN et LUCKEN (1968)
R_3 = *T. timopheevi* × « Marquis[3] »	1A, 7D	
R_4 = (*T. timopheevi* × *Ae. squarrosa*) × « Dirk[3] »	1A, 5A, 7D	
(*T. timopheevi* - *Ae squarrosa*) × « Canthatch[3] »	6B, 6D	YEN FU SUN, EVANS, LARTER (1969)
(*T. timopheevi* - *Ae. squarrosa*) × « Dirk[3] »	1A, 7C	
(*T. timopheevi* - *Ae. squarrosa*) × « Karn[3] »	1A, 6B	
R_2 × « Sonora 64 »	1A, 6B, 7D	BAHL, MAAN et LUCKEN (1970)
B. Source *T. aestivum* :		
T. spelta duhamelianum	1B	TAHIR et TSUNEWAKI (1969)
CV « Primépi »	1B, 5D	BAHL, MAAN et LUCKEN (1970)
CV « Ministre »	1B, 4B, 7D	ZEVEN (1971)

L'obtention de lignées mâle-stériles à partir de cultivars français n'a pas posé de problèmes dans la plupart des cas. Pour la création de lignées restauratrices sur cytoplasme stérile, les gènes de *T. timopheevi* ont rapidement été abandonnés au profit de ceux de « Primépi ». On a d'abord recouru aux rétrocroisements en serre, ce qui a permis d'obtenir rapidement des lignées restauratrices homologues de quelques cultivars français. Le contrôle de la fertilité a d'abord été presque uniquement effectué par observation visuelle au moment de la floraison. La production d'hybrides de première génération en vue d'essais de rendement a pu alors débuter.

Durant ce travail on a pu faire des observations qui confirment souvent les résultats antérieurs. On a d'abord noté qu'il existait de grandes différences de fertilité entre les lignées restauratrices selon le génotype de base. Les hybrides obtenus se sont aussi montrés plus ou moins fertiles selon les lignées mâle-stériles parentes, et les génotypes qui ont fourni des lignées mâle-stériles difficiles à restaurer, ont donné des lignées restauratrices mal restaurées. La fertilité des lignées restauratrices a souvent diminué avec le nombre de rétrocroisements effectués. Enfin, en croisant par des cultivars de *T. aestivum* des lignées mal restaurées sur cytoplasme de *T. timopheevi*, on a obtenu dans certains cas une amélioration de la fertilité de l'hybride F_1 par rapport à ces lignées mal restaurées.

Ces observations ont amené à émettre l'hypothèse, qu'il existait dans les variétés françaises des gènes dont la présence est compatible avec la stérilité mâle, bien que leur action soit importante en présence des gènes majeurs ; on peut donc les qualifier de modificateurs.

L'utilisation judicieuse de ces gènes en sélection serait peut-être plus utile que la recherche de nouvelles sources de restauration.

Pour éprouver la validité de cette hypothèse, l'étude des déterminismes héréditaires de la restauration a été reprise à Versailles. On s'est d'abord attaché à comparer la valeur relative de différents critères de fertilité susceptibles d'être utilisés en les appliquant à une série d'hybrides F_1 en essai. On a ensuite appliqué le meilleur critère à l'analyse de la disjonction de la F_2 *ms* « Capitole » × « Palmaress 6 ».

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les recherches ont d'abord porté sur deux séries d'hybrides F_1 issus des croisements entre des lignées mâle-stériles et des lignées restauratrices :

Série A	Série B
1. *ms* « Capitole » × « Palmaress 6 »	11. *ms* « Prieur » × « Palmaress 6 »
2. *ms* « Moisson » × « Palmaress 6 »	12. *ms* « Fournil » × « Palmaress 6 »
3. *ms* « Splendeur » × « Palmaress 6 »	13. *ms* « Capitole » × RP-« Champlein^4 » 54-4-9 (1)
4. *ms* « 81-12 » × « Palmaress 6 »	14. *ms* « Capitole » × R_3-1-« Champlein^6 » 40-4 (2)
5. *ms* « Choisy » × « Palmaress 6 »	
6. *ms* « Magdalena » × « Palmaress 6 »	15. *ms* « Moisson » × RP-« Champlein^4 » 54-4-9 (1)
7. *ms* « Champlein » × « Palmaress 6 »	
8. « Capitole » (témoin)	16. *ms* « Moisson » × R_3-1-« Champlein^6 » 40-4 (2)
9. « Splendeur » (témoin)	
10. « Champlein » (témoin)	

Le tableau 2 indique la généalogie des cultivars utilisés comme parents dans ces croisements. Le symbole « *ms* » placé devant le nom d'un cultivar indique qu'il s'agit de la lignée mâle-stérile correspondante, la stérilité étant due ici au cytoplasme de *Triticum timopheevi*. Le symbole « RP » indique qu'il s'agit de la lignée isogénique sur le même cytoplasme avec des gènes de restauration de la fertilité du cultivar « Primépi ».

Tous ces hybrides ont été semés le 9 octobre 1971 au semoir à raison de 250 grains par mètre carré dans une parcelle du Domaine Brunehaut près de Péronne. La différence de traitement entre les deux séries d'hybrides se limite au fait que sur la série B il a été effectué trois traitements fongicides de la montaison à l'épiaison. Chaque taritement apportait en pulvérisation fine du bénomyl (0,500 kg de M. A. par hectare) associé à du mancozèbe (1,500 kg de M. A. par hectare) (3). La F_2 du croisement *ms* « Capitole » × « Palmaress » a été semée à Versailles au C. N. R. A., le 21 octobre 1971. Le semis a été effectué en lignes jumelées (interlignes de 0,20 m et 0,40 m) longues de cinq mètres à raison d'un grain tous les dix centimètres (33,3 grains par m^2). Cette F_2 a bénéficié du traitement fongicide précédemment décrit.

Des notations visuelles de stérilité, d'après le baillement des glumelles, exprimées en pourcentages ont été effectuées sur les F_1 comme à l'ordinaire. En outre, pour chacune des F_1 et chacun des témoins, on a aussitôt après l'épiaison, ensaché cinquante épis principaux pris au hasard. Les sachets ont été retirés après la floraison et les épis ont été récoltés à maturité. Il a été vérifié qu'il n'y avait pas de différences de fertilité entre les épis d'une même plante, chaque épi ensaché représente donc une plante.

(1) Gènes de restauration de « Primépi ».
(2) Gènes de restauration de *Triticum timopheevi*.
(3) Dans un essai réalisé dans les mêmes conditions les répétitions traitées et non traitées alternaient ce qui donne une idée de l'efficacité du traitement (tabl. 6).

Pour chaque épi ensaché on a procédé aux déterminations suivantes :

— nombre d'épillets normalement constitués ;
— nombre d'épillets fertiles (au moins un grain) ;
— nombre de grains.

Pour tenir compte d'un effet possible du nombre des épillets sur la fertilité on a également calculé pour chaque épi le pourcentage d'épillets stériles et le nombre moyen de grains par épillet fertile.

On a ensuite comparé les fertilités des F_1 de la série A au moyen de ces différents critères pour déterminer quel était le plus discriminant. On a aussi comparé le meilleur critère aux notations visuelles. On a enfin utilisé le critère retenu pour étudier l'influence de chacun des parents sur la fertilité des hybrides.

Sur la F_2 étudiée on a ensaché l'épi-maître des 920 plantes présentes aussitôt après l'épiaison et procédé comme pour la F_1 mais en se limitant au seul critère de stérilité retenu.

TABLEAU 2

Origine généalogique des lignées parentes des hybrides des séries A et B

(classées par ordre chronologique d'obtention)

K_3 et K_8	« Épi carré » - « Krelof » × « Hâtif inversable »
« Magdalena »	K_8 - « Szcekacz » × « Providence »
« Étoile de Choisy »	[(« Mon Désir » - « Ardito ») × (« Mouton à épi roux » - K_3)] × « Mouton à épi roux »
80-3	(« Martin » - K_3) « Hohenheimer » × « Oro »
90-2	(« Martin » -K_3) « Hohenheimer » × « Oro »
« Champlein »	« Tadépi » × « Yga »
« Capitole »	« Cappelle » × (80-3 - « Étoile de Choisy »)
« Moisson »	« Cappelle » × (80-3 - « Étoile de Choisy »)
« Splendeur »	« Cappelle » × (80-3 - « Étoile de Choisy »)
« Prieur »	(90-2 - « Étoile de Choisy ») × « Cappelle »
81-12 et B 21	(« Étoile de Choisy » « s » - « Yga ») × (80-3 - « Étoile de Choisy »)
« Palmaress 6 »	« Cappelle » × « Tadépi » - « Heine VII » « s »
« Fournil »	[(90-2 - « Étoile de Choisy ») × « Florio »] × B 21

RÉSULTATS

A. — *Hybrides F_1*

Les résultats obtenus sur les deux séries A et B sont résumés dans les tableaux 3 et 4.

En appliquant le test de *t* au seuil 0,05 aux différences de fertilité entre les hybrides de la série A pris deux à deux on aboutit selon les critères aux classements suivants, le signe < indiquant une différence significative :

nombre d'épillets stériles par épi......	2 < 5 < 4 < 6, 3 et 1 < 7
p. 100 d'épillets stériles................	2 < 5 < 4 < 6, 3 et 1 < 7
nombre de grains par épi	2 < 5 < 4, 6, 3 et 1 < 7
nombre de grains par épillet fertile....	2 5 < 4, 6, 3 et 1 < 7

Si le classement est constant le choix du critère n'est pas indifférent. Le comptage des épillets stériles est plus efficace que celui des grains. Et comme dans ce type de

TABLEAU 3. — *Résultats obtenus sur les hybrides F_1 de la série A* (Domaine Brunehaut 1972)

Hybrides ou témoins	Nbre d'épis	Nbre d'épillets par épi	Nbre d'épillets stériles par épi	Nbre de grains par épi	Taux de stérilité (TS)	Nbre de grains par épillet fertile	Observations visuelles		Rendem. parcellaire (q/ha)	Poids de 1 000 g
							stérilité (1)	étamines (2)		
1. *ms* « Capitole » × « Palmaress 6 »	43	18,6	6,1	25,2	0,32	1,35	40	I	47,2	43,1
2. *ms* « Moisson » × « Palmaress 6 »	49	18,9	14,6	6,7	0,78	0,34	70	St	38,7	42,2
3. *ms* « Splendeur » × « Palmaress 6 »	45	19,7	6,0	24,9	0,30	1,24	60	St	48,3	34,2
4. *ms* 81 × 12 × « Palmaress 6 »	45	19,0	8,6	22,0	0,46	1,16	60	St	28,2	—
5. *ms* « Choisy » × « Palmaress 6 »	46	19,8	12,5	11,9	0,63	0,61	70	St	39,3	40,7
6. *ms* « Magdalena » × « Palmaress 6 »	46	18,9	5,9	24,1	0,31	1,26	40	N	39,5	34,2
7. *ms* « Champlein » × « Palmaress 6 »	49	18,5	3,7	33,3	0,20	1,80	30	N	53,5	36,6
8. « Capitole »	48	16,8	0,1	35,9	0,00	2,14	0	N	54,2	—
9. « Splendeur »	20	19,4	0,2	30,8	0,00	2,08	0	N	42,5	—
10. « Champlein »	20	16,4	0,1	34,1	0,00	1,59	0	N	50,5	—

(1) En p 100.
(2) N : déhiscence normale ; St : déhiscence anormale ; I : intermédiaire.

TABLEAU 4. — *Résultats obtenus sur les hybrides F_1 de la série B* (Domaine Brunehaut 1972)

Hybrides ou témoins	Nbre d'épis	Nbre d'épillets par épi	Nbre d'épillets stériles par épi	Nbre de grains par épi	Taux de stérilité (TS)	Nbre de grains par épillet fertile	Notations visuelles		Rendem. parcellaire (q/ha)
							stérilité	étamines	
11. *ms* « Prieur » × « Palmaress 6 »	46	19,7	6,0	27,5	0,30	1,4	60	I	63,3
12. *ms* « Fournil » × « Palmaress 6 »	49	20,3	4,9	33,6	0,24	1,7	40	I	61,3
13. *ms* « Capitole » × RP « Champlein[4] » 54-4-9	46	18,2	2,8	35,0	0,15	1,9	20	N	66,8
14. *ms* « Capitole » × R_3 - 1 - « Champlein[6] » 40-4	47	18,0	4,4	24,9	0,24	1,3	60	St	66,5
15. *ms* « Moisson » × RP « Champlein[4] » 54-4-9	50	16,6	6,7	16,8	0,41	1,0	60	I	54,0
16. *ms* « Moisson » × R_3 - I « Champlein[6] » 40-4	50	17,6	9,7	11,2	0,56	0,6	70	St	53,7

stérilité les épillets stériles sont groupés au sommet de l'épi (fig. 1), cette détermination est aisée. L'absence de différence d'efficacité entre les critères « nombre d'épillets stériles » et « p. 100 d'épillets stériles » semble due à ce que le nombre total d'épillets varie peu au sein de cette série d'hybrides. Du reste le coefficient de corrélation entre ces deux indices égal à 0,997 6 est hautement significatif. Mais le pourcentage d'épillets stériles » ou « taux de stérilité » (TS) constitue probablement un meilleur critère lorsque le nombre d'épillets varie. On pourrait aussi bien utiliser le « taux de fertilité » (TF) qui est son complément à cent. Les coefficients de corrélation calculés entre ces différents critères de stérilité et le rendement parcellaire figurent au tableau 5. L'absence de corrélation significative pour les hybrides de la série A, peut s'expliquer



FIG. 1. — *Les épillets stériles sont groupés au sommet de l'épi*

TABLEAU 5

Corrélations entre critères de stérilité et rendements parcellaires

	Série A	Série B
Nombre d'épillets stériles par épi	— 0,553 4 NS	— 0,861 5 HS
P. 100 d'épillets stériles (taux de stérilité)	— 0,563 7 NS	— 0,903 3 HS
Nombre de grains par épi	0,533 2 NS	0,817 6 S
Nombre de grains par épillet fertile	0,529 5 NS	0,824 5 S

TABLEAU 6

Grain de rendements dus aux traitements fongicides

(Domaine Brunehaut 1972)

Hybrides	Rendements q/ha traités	Rendements q/ha non traités	Gain de rendement (%)
ms « Capitole » × RP « Champlein[4] » 54-4-9	69,0	59,2	14,0
ms « Capitole » × RP 81-4[5]	64,9	44,8**	44,9
ms « Capitole » × « Palmaress 6 »	73,1	58,5	25,0
ms « Splendeur » × RP « Champlein[4] » 54-4-9	70,0	52,0	34,6
ms « Splendeur » × RP 81-4[5]	67,9	37,4**	81,6
ms « Splendeur » × « Palmaress 6 »	66,8	47,5**	40,6
ms-81-12 × RP « Champlein[4] » 54-4-9	67,2	43,6	54,1
ms-81-12 × RP 81-4[5]	60,2**	38,4**	56,8
ms-81-12 × « Palmaress 6 »	68,7	39,8**	72,6
ms « Champlein » × RP « Champlein[4] » 54-4-9	66,2	53,6	23,5
ms « Champlein » × RP 81-4[5]	69,2	48,2	43,6
ms « Champlein » × « Palmaress 6 »	73,6*	57,8	27,3
« Champlein » (1)	67,4	54,1	24,6
« Capitole » (1)	68,1	53,9	26,4
« Hardi »	58,9	49,5	19,5
« Joss »	69,0	55,8	23,7
« Top »	72,4*	61,1*	18,5
« Heima »	68,0	58,8	15,6
81-12	53,9**	22,8**	136,4

* Variétés significativement supérieures à « Champlein ».
** Variétés significativement inférieures à « Champlein ».
(1) Moyenne de 2 essais.

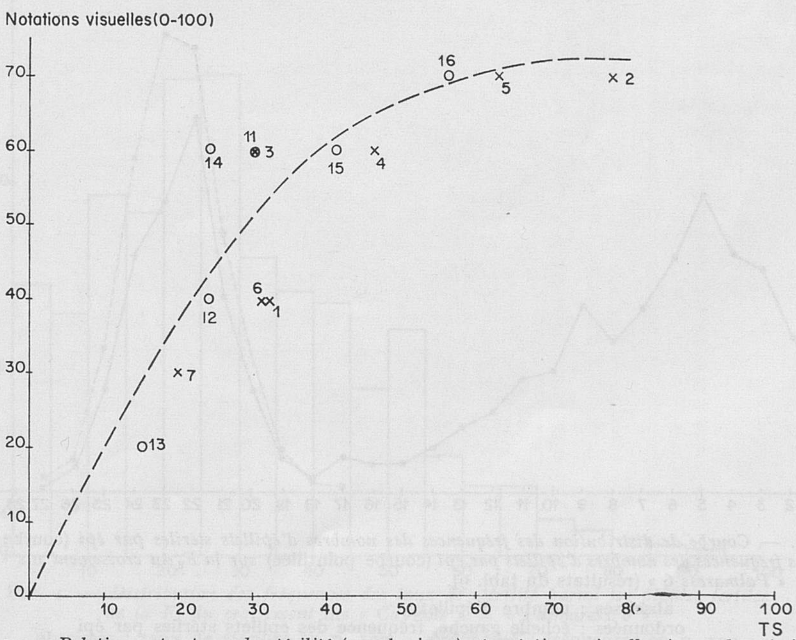


FIG. 2. — *Relation entre taux de stérilité* (en abscisses) *et notations visuelles* (en ordonnées) *en p. 100 de stérilité, d'après les résultats obtenus en 1972 au Domaine Brunehaut sur diverses F_1*

× série A
o série B

des stériles (22,57). Il n'y a donc pas dans cette population d'influence du nombre d'épillets par épi sur le nombre d'épillets stériles par épi. On peut déterminer les par l'influence sur le rendement des différences de sensibilité aux maladies entre génotypes mises en évidence par les traitements fongicides (tabl. 6).

La relation entre les notations visuelles de stérilité et les TS (tabl. 3 et 4, fig. 2) semble linéaire pour les TS inférieurs à 40 p. 100. Pour les valeurs supérieures la courbe s'infléchit. Ces notations visuelles peuvent donc suffire en sélection mais elles ne permettent pas une analyse génétique complète.

B. — *Disjonction de la F_2*

1. *Restauration de la fertilité.*

Les déterminations effectuées sur la F_2 du croisement *ms* « Capitole » × « Palmaress 6 » figurent aux tableaux 7, 8 et 9. La courbe de distribution des fréquences du nombre des épillets stériles par épi (fig. 3) montre que cette F_2 se partage en deux populations nettement distinctes, celle des plantes plus ou moins fertiles à la gauche de la figure et celle des plantes stériles à la droite. On voit aussi sur cette figure que la répartition des fréquences du nombre d'épillets par épi de la population totale recouvre celle de la population des plantes stériles. Le calcul montre qu'il n'existe pas de différence significative entre les nombres moyens d'épillets par épi dans la population totale (22,55), dans la population des fertiles (22,51) et dans la population



FIG. 3. — *Courbe de distribution des fréquences des nombres d'épillets stériles par épi* (courbe pleine), *et des fréquences des nombres d'épillets par épi* (courbe pointillée) *sur la F_2 du croisement* ms « *Capitole* » × « *Palmaress* 6 » (résultats du tabl. 9).

abscisses : nombre d'épillets
ordonnées : échelle gauche, fréquence des épillets stériles par épi
échelle droite, fréquence des épillets par épi.

effectifs des deux sous-populations de la figure 3 en distinguant les plantes portant des grains (593) des plantes sans grains (327). On peut aussi effectuer la séparation au niveau du minimum de la figure 2 ce qui donne 588 fertiles contre 332 stériles. L'écart entre ces deux modes de détermination est négligeable.

Cette répartition 63,9 : 36,1 est significativement différente de la répartition 3 : 1 ($\chi^2 = 60,3$ HS) et de la répartition 9 : 7 ($\chi^2 = 21,95$ HS). Cette distribution par contre s'accorde à une répartition 10 : 6 ($\chi^2 = 0,78$ NS).

2. *Niveaux de fertilité.*

Le diagramme de distribution des fréquences des TS au sein de la population des plantes fertiles (tabl. 7 et fig. 4) est dissymétrique avec un sommet principal légèrement décalé sur la gauche de la figure par rapport à la valeur du TS obtenue sur la F_1 au Domaine Brunehaut (32 p. 100). Cependant cette différence pourrait n'être due qu'aux différences entre les conditions de semis et les conditions de milieu. Il semble aussi y avoir des sommets secondaires dans cette distribution, mais leur position dépend trop des limites de classe pour qu'on puisse les tenir pour significatifs. De toute façon l'étalement de cette distribution indique bien qu'il y a disjonction du TS au sein de la population des plantes fertiles.

INTERPRÉTATION ET DISCUSSION

L'étendue de la variation du TS entre les hybrides F_1 issus de « Palmaress » confirme l'importance du génotype du parent femelle dans le déterminisme de ce

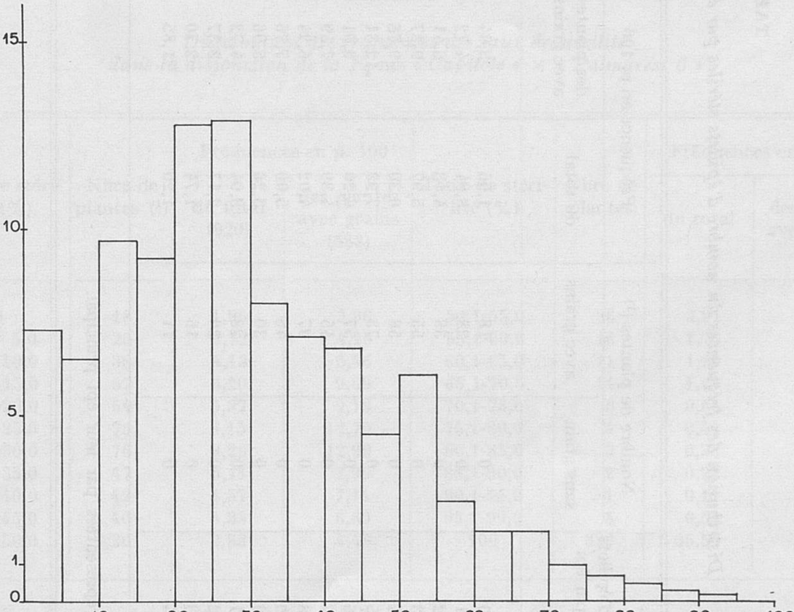


FIG. 4. — *Distribution des fréquences des taux de stérilité parmi les plantes fertiles de la F_2 du croisement* ms « *Capitole* » × « *Palmaress 6* »
abscisses : taux de stérilité en p. 100 ordonnées : fréquences en p. 100

TABLEAU 7

Distribution des fréquences du nombre d'épillets stériles par épi dans la disjonction de la F_2 ms « Capitole » × « Palmaress 6 »

Nombre d'épillets stériles par épi	Nombre de plantes (1)		Fréquence en p. 100		Nombre d'épillets stériles par épi	Nombre de plantes (1)		Fréquence en p. 100	
	sans grain	avec grains	du total	des plantes avec grains		sans grain	avec grains	du total	des plantes avec grains
0	0	18	1,96	3,04	15	0	7	0,76	1,18
1	0	28	3,04	4,72	16	0	7	0,76	1,18
2	0	38	4,13	6,41	17	0	9	0,98	1,52
3	0	55	5,97	9,27	18	2	1	0,33	0,17
4	0	58	6,30	9,78	19	7	1	0,87	0,17
5	0	73	7,93	12,31	20	23	2	2,72	0,34
6	0	57	6,20	9,61	21	47	1	5,22	0,17
7	0	45	4,89	7,59	22	88	4	10,00	0,67
8	0	37	4,02	6,24	23	70	1	7,72	0,17
9	0	46	5,00	7,76	24	58	0	6,30	0
10	0	30	3,26	5,06	25	25	0	2,72	0
11	0	28	3,04	4,72	26	6	0	0,65	0
12	0	20	2,17	3,37	27	1	0	0,11	0
13	0	16	1,74	2,70					
14	0	11	1,20	1,85	TOTAL	327	593		

(1) représentées par leur épi principal.

TABLEAU 8

Distribution des fréquences du nombre d'épillets par épi principal dans la disjonction de la F_2 ms « Capitole » × « Palmaress 6 »

Nbre d'épillets	Nombre de plantes (¹)			Fréquence relative en p. 100 du total
	sans grain	avec grains	total	
17	0	3	3	0,33
18	2	2	4	0,43
19	7	13	20	2,17
20	23	44	67	7,28
21	47	79	126	13,70
22	88	131	219	23,80
23	70	155	225	24,46
24	58	106	164	17,83
25	25	45	70	7,61
26	6	9	15	1,63
27	1	6	7	0,76
TOTAL	327	593	920	

(¹) Représentées chacune par leur épi principal.

TABLEAU 9

Distribution des fréquences des taux de stérilité dans la disjonction de la F_2 ms « Capitole » × « Palmaress 6 »

Taux de stérilité (%)	Nbre de plantes (¹)	Fréquences en p. 100 du total (920)	Fréquences en p. 100 des plantes avec grains (588)	Taux de stérilité (%)	Nbre de plantes	Fréquences en p. 100 du total	Fréquences en p. 100 des plantes avec grains
0	18	1,96	3,06	50,1-55,0	36	3,91	6,12
0,1- 5,0	25	2,72	4,25	55,1-60,0	16	1,74	2,72
5,1-10,0	38	4,13	6,46	60,1-65,0	11	1,20	1,87
10,1-15,0	57	6,20	9,69	65,1-70,0	11	1,20	1,87
15,1-20,0	54	5,87	9,18	70,1-75,0	6	0,65	1,02
20,1-25,0	75	8,15	12,70	75,1-80,0	4	0,44	0,68
25,1-30,0	76	8,26	12,90	80,1-85,0	3	0,33	0,51
30,1-35,0	47	5,11	7,99	85,1-90,0	2	0,22	0,34
35,1-40,0	42	4,57	7,14	90,1-95,0	1	0,11	0,17
40,1-45,0	40	4,35	6,80	95,1-99,9	5	0,54	
45,1-50,0	26	2,83	4,48	100	327	35,54	

(¹) Représentées chacune par leur épi principal.

caractère chez l'hybride. Et puisqu'on peut distinguer cinq groupes parmi les hybrides étudiés, le nombre de gènes ou d'allèles d'origine maternelle impliqués dans ces différences doit être supérieur à deux.

Si l'on néglige l'effet possible des traitements fongicides sur la fertilité, on peut utiliser certains résultats obtenus pour comparer l'influence de chacun des parents sur la fertilité des hybrides F_1 (tabl. 10).

TABLEAU 10

Influence respective des parents sur le TS

	RP « Champlein[4] » 54-4-9	R_3-1 « Champlein[6] » 40-4	« Palmaress 6 »
ms « Moisson »	(15) 40,6 ± 6,04	(16) 55,5 ± 7,82	(2) 77,8 ± 13,30
ms « Capitole »	(13) 15,1 ± 1,87	(14) 23,9 ± 3,47	(1) 32,3 ± 3,29
Rapport *ms* « Moisson » / *ms* « Capitole »	2,65	2,32	2,40

Ce tableau montre que la fertilité des hybrides dépend de leurs deux parents, mais sans interaction entre eux. En particulier, les gènes par lesquels les deux lignées-sœurs « Moisson » et « Capitole » se différencient, ont le même effet relatif en combinaison avec les gènes des trois lignées restauratrices.

Les résultats obtenus sur la F_2 étudiée, montrent l'intérêt pour l'analyse de l'hérédité de la restauration, de distinguer entre la restauration de la fertilité (RF) définie comme la proportion de plantes portant du grain et le TS des plantes fertiles défini comme pour les F_1.

La proportion observée de plantes porteuses de grains dans la population F_2 étudiée peut être expliquée par l'action de deux gènes A et B dominants et complémentaires. La restauration serait obtenue lorsque ces deux gènes sont réunis à l'état dominant, ce qui donne 9 : 16 de plantes restaurées. Pour arriver aux 10 : 16 observées on doit supposer qu'un autre génotype homozygote, le génotype $\frac{A}{A}\frac{b}{b}$ est également restauré, en sorte que les gènes A et B n'ont pas la même importance. Mais on peut aussi supposer que ces deux gènes sont liés avec un taux de recombinaison de 25 p. 100. On peut aussi faire intervenir un troisième gène C tel que soient restaurés outre les génotypes associant A et B à l'état dominant les trois génotypes suivants :

$$\frac{A}{A}\frac{b}{b}\frac{C}{C} \quad \frac{A}{a}\frac{b}{b}\frac{C}{C} \quad \text{et} \quad \frac{a}{a}\frac{B}{B}\frac{C}{C}$$

ce qui revient à supposer l'effet de A supérieur à celui de B, lui-même supérieur à celui de C.

Dans cette hypothèse le gène C peut venir de l'un ou l'autre des deux parents ; mais les gènes A et B viennent forcément de « Palmaress », sans quoi cette variété ne donnerait pas des hybrides fertiles avec toutes les lignées mâle-stériles.

Pour trancher entre ces deux hypothèses le rétrocroisement *ms* « Capitole » × F_1 paraît indiqué. En cas de dihybridisme on obtiendra 25 p. 100 de plantes fertiles en BC_1 si les gènes sont indépendants, et 37,5 p. 100, s'il sont liés. Mais en cas de trihybridisme on obtiendrait aussi 25 p. 100 de plantes fertiles si le gène *C* vient de « Palmaress » et 37,5 p. 100 s'il vient de « Capitole ». Mais en poussant les analyses jusqu'à la BC_2 on obtiendra dans les descendances des plantes fertiles en BC_1 :

en cas de dihybridisme 10 : 16 de plantes fertiles ;

en cas de trihybridisme 9 : 16 ou 10 : 16 si *C* vient de « Palmaress », 10 : 16, 12 : 16 ou 13 : 16 si *C* vient de « Capitole ».

Le point commun à toutes ces hypothèses est la nécessité de réunir plusieurs gènes pour obtenir la restauration de la fertilité mâle.

Deux hypothèses peuvent expliquer la dispersion des TS au sein de la population des plantes fertiles dans cette F_2. La première serait qu'il s'agit d'un effet de dosage des gènes qui régissent la RF. Mais dans le cas du dihybridisme, on ne peut expliquer la forte proportion (environ 30 p. 100) de plantes fertiles dont le TS est plus élevé que celui de la F_1.

Par contre dans le cas du trihybridisme on pourrait expliquer les résultats obtenus en supposant le TS supérieur à celui de la F_1 pour tous les génotypes (32,5 p. 100) où l'un des trois gènes est à l'état de double récessif. Cela reviendrait à considérer le phénomène de complémentarité entre ces trois gènes comme nécessaire à l'obtention d'une pleine fertilité.

La seconde hypothèse serait que les gènes de restauration quel qu'en soit le nombre permettent seulement de franchir le seuil physiologique qui sépare les plantes stériles des plantes fertiles. D'autres gènes qu'on pourrait dire modificateurs seraient alors responsables des différences observées entre les TS des plantes fertiles. Deux gènes à action additive suffiraient à expliquer l'allure générale de la courbe de distribution des TS dans le croisement étudié.

On pourrait tenter de trancher entre ces différentes hypothèses en étudiant la répartition des TS dans les descendances de plantes F_2 choisies parmi celles dont le TS est supérieur à celui de la F_1. Ces plantes F_2 doivent en effet avoir un degré d'homozygotie plus élevé pour les gènes en cause, et l'analyse serait simplifiée.

Au cas où les trois gènes de restauration *A*, *B*, *C*, seraient seuls responsables des variations de TS on devrait observer des disjonctions fertiles : stériles différentes selon les descendances, mais dans chacune d'elles les plantes fertiles devraient constituer une seule population dont le TS moyen serait voisin de celui de la plante F_2 d'origine.

Si au contraire ce sont des gènes modificateurs qui régissent les TS, on doit observer dans certaines descendances des disjonctions fertiles : stériles indépendantes de la répartition des TS parmi les plantes fertiles.

L'analyse du rétrocroisement *ms* « Capitole » × F_1 serait également utile. Dans la première hypothèse on devrait observer parmi les plantes fertiles deux populations de TS si le gène *C* vient de « Palmaress », et si le gène *C* vient de « Capitole » trois populations de TS moyens différents en proportions égales. Dans la seconde hypothèse il n'y aurait pas de liaison entre restauration et TS, et les résultats dépendraient du nombre de gènes en cause et du parent dont ils proviennent. Il pourrait donc être intéressant de faire aussi le rétrocroisement F_1 × « Palmaress ».

La distinction faite entre restauration de la fertilité (RF) et taux de stérilité (TS) permet donc de dépasser la notion de tout ou rien et de quantifier la fertilité, ce qui devrait faciliter l'étude de ces phénomènes.

Dans la disjonction du croisement *ms* « Capitole » × « Palmaress » le déterminisme génétique de la RF est déjà relativement complexe. C'est cependant l'amplitude des variations observées pour le TS qui revêt le plus d'importance en sélection par l'importance qu'elle a sur les rendements.

Les hypothèses émises ici n'en excluent pas d'autres plus complexes encore. Le seul fait d'avoir distingué cinq groupes de fertilité parmi les hybrides F_1 issus de « Palmaress » montre que le nombre de gènes en cause peut varier selon les croisements.

Sans qu'il ait été possible de conclure il a déjà été possible de mieux situer les problèmes. Il sera intéressant de poursuivre l'analyse du croisement *ms* « Capitole » × « Palmaress ». Mais il y aura intérêt à élargir cette étude à quelques croisements réalisés entre des parents dont les aptitudes sont nettement différentes. C'est peut-être la seule façon de discerner la nature des relations entre RF et TS avec le mode d'action des gènes en cause.

Reçu pour publication en juillet 1973.

REMERCIEMENTS

Que soient remerciés M[lle] T. PHILOUZE et M. R. ÉCOCHARD qui ont accepté de relire le manuscrit de cet article, et dont les suggestions ont été particulièrement utiles.

SUMMARY

HEREDITY OF MALE STERILITY RESTORATION IN HYDRID WHEATS

I. — FIRST RESULTS

Many studies have been devoted to the restoration of the cytoplasmic male sterility but there is not a complete agreement between them. That may be due to some difference of genetic background interacting with the environment but also to the criteria used for testing the fertility.

The observations made in Versailles in 1972 gave some evidences for the existence of modifier genes that interact with the major genes.

In a first step, this study compared different criteria for fertility on some F_1 hybrids. The most discriminant criterion was the average percentage of sterile spikelets on bagged ears or sterility ratio (SR). If there is some restoration, the SR of an F_1 hybrid depends on the female parent genotype as much as that of the male one. Thus a distinction can be made between fertility restoration (FR) and the SR. This distinction appeared particularly useful in studying the F_2 segregation of the *ms* « Capitole » × « Palmaress » cross. In this F_2 the FR depends of two genes or more. The SR among fertile plants cannot be explained by the effects of two RF genes only, three complementary genes are necessary to explain such a segregation. But the genes responsibles for the SR variations may also be different from the FR ones with some additive effect of the formers. The general discussion suggest how to answer these questions.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAHL P. N. *et al.*, 1970. Monosomic analysis of male fertility restoration in R_2-Sonora 64 and Primepi. *Agron. Abstr.*, 4.

BLARINGHEM L., 1923. Nouveaux faits relatifs aux hybrides de blé et d'*Aegilops*. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **176**, 852-854.

FUKASAWA H., 1958. Fertility restoration of cytoplasmic male sterile emmer wheats. *Wheat Inf. Serv.*, **7**, 21.

GILL B. S., ANAUD S. C., 1970. Genetic male sterility for hybrid seed production in Wheat. *Crop Sci.*, **10**, 385-386.

GOUJON C., INGOLD M., 1968. Restauration de fertilité de quelques lignées mâle-stériles de blés hexaploïdes. *C. R. Acad. Sci. Paris*, série D, **264**, 334-336.

INGOLD M., 1968. Male sterility and restorer systems in wheat. *Euphytica*, **17**, suppl. n° 1, 69-74.

KIHARA H., 1951. Substitution of nucleus and its effects on genome manifestations. *Cytologia* Tokyo, **16**, 173-193.

KIHARA H., 1968. Cytoplasmic relationships in Triticinae. *Third intern. Wheat Genet. Symp.*, Canberra (Aug 1968), 1 vol., Butterworths, London, 125-134.

LEIGHTY C. E. *et al.*, 1926. Intergeneric hybrids in *Aegilops*, *Triticum* and *Secale*. *J. agric. Res.*, **33**, 101-141.

LILIENFELD F., KIHARA H., 1934. *Triticum timopheevi* ZHUK. *Cytologia*, **6**, 84-122.

LIVERS R. W., 1964. Fertility restoration and its inheritance in cytoplasmic male sterile wheat. *Science* **144**, 420.

MAAN S. S., LUCKEN K. A., 1968. Cytoplasmic male sterility and fertility restoration in *Triticum* L. *Third. Intern. Wheat. Genet. Symp.* Canberra (Aug 1968), 1 vol., Butterworths, London, 135-140.

MAAN S. S., LUCKEN K. A., 1970. Interaction of *Triticum boeoticum* cytoplasm and genomes of *T. aestivum* and *Triticum durum* DESF. : restoration of male fertility and plant vigor. *Euphytica*, **19** (4), 498-508.

MAAN S. S., LUCKEN K. A., 1971. Nucleo-cytoplasmic interactions involving *Aegilops* cytoplasms and *Triticum* genomes. *J. Hered.*, **62** (3), 149-152.

MAAN S. S., LUCKEN K. A., 1972. Interacting male sterility-male fertility restoration systems for hybrid wheat research. *Crop. Sci.*, **12** (3), 360-364.

McCUISTION W. L., 1968. The inheritance of restorer factors in two lots of Nebraska 542, 437 winter wheat. *Diss. Abstr.* (1969), **30** (3-4), 914 B-915 B.

MILLER J. F., SCHMIDT J. W., 1970. Inheritance of genes controling male fertility restoration in two different lines of Wheat. *Agron. Abst.*, 23.

OEHLER E., 1933. Untersuchungen über Ansatzverhältnisse, Morphologie und Fertilität bei *Aegilops*. Weizenbastarden, Teil I. Die F_1 Generation. *Z. indukt Abstamm. u. Vererb*, **64**, 95-153.

OEHLER E., INGOLD M., 1966. New cases of male-sterility and new restorer source in *T. aestivum*. *Wheat Inform. Serv.*, **22**, 1-3.

ROBERTSON L. D., CURTIS B. C., 1967. Monosomic analysis of fertility restoration in common wheat. *Crop. Sci.*, **7** (5), 493-495.

SAGE G. C. M., 1972. The inheritance of fertility restoration in male sterile wheat carrying cytoplasm derived from *Triticum timopheevi*. *Theor. Appl. Genet.*, **42** (6), 233-243.

SCHMIDT J. W. *et al.*, 1962. Hybrid wheat. *Nebr. Agr. Exp. Sta. Quart.*, 9, 9.

SCHMIDT J. W., 1964. The mechanism of sterility and restoration in an experimental wheat. In *Hybrid Wheat Seminar Report, Crop Qual. Council Mineapolis, Minn.* 20-21.

SHEBESKI L. H., 1970. Hybrid wheat breeding. In *Cer. Impr. Prod. N. E. Project* (FAO), **8** (1) 1-7.

TAHIR C. M., TSUNEWAKI K., 1964. Monosomic analysis of *Triticum spelta* var. *duhamelianum* a fertility-restorer for *T. timopheevi* cytoplasm. *Jap. J. Genet.*, **44**, 1-9.

TALAAT E. H., MAAN S. S., LUCKEN K. A., 1968. Monosomic analysis of fertility restoration in three restorer lines of wheat (*Triticum aestivum*). *Agron. Abstracts* Madison, 23.

TRABUT L., 1919. Un hybride nouveau d'*Aegilops* : *Triticum Rodeti* (*A. ventricosa* × *T. durum*). *Bull. Soc. bot. Fr.*, **66** (4), 20-29.

TSCHERMAK (von) E. V., 1914. Die Verwentung der Bastardierung für phylogenetische Fragen in der Getreidegruppe. *Z. Planzenzucht*, **2**, 291-312.

TSCHERMAK (von) E. V., 1933. Weitere Studien am fertilen, konstanten Artbastard *Triticum turgido-villosum* und seinen Verwandten I. *Z. indukt Abstamm. u. Vererb.*, **66**, 180-218.

WILSON J. A., ROSS W. M., 1961. Cross-breeding in Wheat, *Triticum aestivum*. I. Frequency of pollen-restoring character in hybrid wheats having *Aegilops ovata* cytoplasm. *Crop Sci.*, **1**, 191-193.

YEN FU SUN *et al.*, 1969. Monosomic analysis of fertility restoration in three restorer lines of Wheat. *Can. J. Gen. Cytol.*, **11**, 531-546.

ZEVEN A. C., 1967. Transfer and inactivation of male sterility and sources of restorer genes in wheat. *Euphytica*, **16** (1967), 183-189.

ZEVEN A. C., 1971. Personal communication to Dr. Rosalind Morris. *Wheat Newslett*, **18**, 12.

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (4), 333-346.

COMPORTEMENT DE 12 VARIÉTÉS DE BLÉ TENDRE VIS-A-VIS DU PIÉTIN-VERSE (*CERCOSPORELLA HERPOTRICHOIDES* FRON). CONSÉQUENCES POUR LA SÉLECTION

G. DOUSSINAULT

avec la collaboration technique de V. GEFFRAULT

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches I. N. R. A.,
35042 Rennes Cedex

RÉSUMÉ

Le comportement de 12 variétés de Blé tendre vis-à-vis du Piétin-verse (*Cercosporella herpotrichoides* FRON) a été étudié en champs en condition d'inoculation artificielle au stade plantule et au stade adulte. Ces variétés présentent de grandes différences de résistance et de précocité.

Les résultats des observations nous ont permis de conclure à l'existence de trois facteurs principaux déterminant le comportement des variétés : probabilité de contamination des plantes ; résistance des graines à la pénétration ; résistance des tiges à l'envahissement. Ces trois facteurs ne semblent pas absolument liés. Nous avons montré également que la précocité de montée ou d'épiaison n'était pas un facteur déterminant du comportement variétal.

La lignée « VPM 1 », (*Aegilops ventricosa* × *Triticum persicum*) × « Marne[3] », présente une résistance suffisante pour qu'elle puisse être utilisée comme géniteur. Le comportement différent des variétés cultivées pour les trois facteurs ainsi définis laisse par ailleurs espérer des transgressions.

L'effet principal du Piétin-verse est la diminution du nombre de grains par épi et donc du poids total des grains par épi. Étant donnée la difficulté de l'observation directe des symptômes en sélection, nous avons choisi le poids de grains par épi comme critère indirect de sélection, pour l'obtention de variétés plus résistantes au Piétin-verse que celles inscrites actuellement sur le Catalogue officiel français.

INTRODUCTION

Les études concernant les relations entre le champignon responsable du Piétin-verse *Cercosporella herpotrichoides* FRON et le Blé tendre ont abouti à une connaissance précise des conditions d'attaque de la plante par le champignon ainsi que de leurs conséquences sur le rendement.

Si les conditions lui sont favorables, le parasite commence son développement, sur Blé, dès le mois de novembre, puis il pénètre lentement les différentes gaines et enfin envahit la tige. PONCHET (1959) a caractérisé, pour la variété « Étoile de Choisy », la durée d'incubation par une somme d'unités de développement obtenue en planimètrant les courbes de température journalière. En moyenne, 240 unités de développement sont nécessaires à partir de la date d'inoculation pour qu'apparaissent les premiers stromas caractéristiques de *C. herpotrichoides* sur la gaine externe. La pénétration de cette gaine et la formation du stroma sur les tissus sous-jacent exigent 90 unités de développement supplémentaires. Pour atteindre la tige, le parasite doit franchir en moyenne 4 gaines ; il lui faut totaliser ainsi 360 unités de développement depuis l'apparition des premiers symptômes. Ensuite, 600 unités de développement sont nécessaires pour envahir la tige et provoquer des symptômes graves (plus de 25 p. 100 de la surface détruite sur une coupe transversale de la tige au niveau des lésions).

Or, il existe des différences importantes dans le comportement des variétés de Blé tendre vis-à-vis du Piétin-verse. L'objectif de cette étude est de préciser comment se manifestent ces différences au cours de la vie de la plante et d'en tirer les conséquences en vue de la sélection de lignées transgressives pour la résistance vis-à-vis du Piétin-verse. Mais cette sélection suppose la mise en œuvre de critères sûrs et pratiques d'emploi. L'observation directe de la maladie n'est pas utilisable en sélection car elle ne peut être faite que sur des plantes arrachées avant maturité. C'est pourquoi, à la suite d'ÉCOCHARD et MANSAT (1958), nous sommes amenés à préciser un critère indirect de sélection basé sur les conséquences du Piétin-verse sur le rendement.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le comportement de 12 variétés de Blé tendre vis-à-vis du Piétin-verse a été suivi au cours des campagnes culturales 1968-1969, 1969-1970 et 1970-1971 au domaine expérimental de la Harpe de la Station d'Amélioration des Plantes de Rennes. Les sols sont des limons profonds ; on a apporté la fumure minérale suivante : 120 unités de K_2O sous forme de chlorure de potassium et 120 unités de P_2O_5 sous forme de superphosphate au semis, ainsi que 67 unités de N sous forme d'ammonitrate pour moitié au tallage et pour moitié au début de la montée.

Les variétés ont été choisies d'après le Bulletin des Variétés de Céréales (édition 1968) pour former un éventail aussi large que possible de la précocité d'épiaison et de la sensibilité au Piétin-verse (tabl. 1).

En 1969, nous avons retiré de cette liste la variété « Eureka », non suivie par l'obtenteur, et par contre, ajouté le géniteur VPM 1 créé à la Station d'Amélioration des Plantes de Versailles. Il s'agit d'un hybride interspécifique issu de l'amphiploïde *Aegilops ventricosa* × *Triticum persicum* (SIMONET, 1957) recroisé trois fois avec la variété « Marne » par ÉCOCHARD (1958) avec tri en sélection généalogique pour le retour à 42 chromosomes et pour la résistance au Piétin-verse sous inoculation artificielle. Après fixation, N. MAIA (1967) a monté que la lignée VPM 1 était un peu plus précoce que « Cappelle » et de tolérance élevée au Piétin-verse.

Les semis ont été effectués au champ vers le 10 octobre de chaque année. L'infection a été réalisée avec des bases de tiges broyées provenant de parcelles malades l'année précédente, épandues après la levée. Les conditions climatiques des hivers concernés ont été favorables au développement du parasite et, dès le mois de janvier, les premiers symptômes sont apparus sur les plantes.

Le dispositif choisi pour cet essai a été chaque année un bloc de Fischer à 3 répétitions en 1968-1969 et à 6 répétitions pour les deux autres campagnes.

La première année, nous avons réalisé une observation hebdomadaire sur un nombre restreint de plantes (3 répétitions de 15 plantes). Nous avons constaté l'évolution très lente des symptômes et nous avons précisé les périodes favorables aux notations. Aussi, avons-nous réduit à quatre le

nombre des observations en 1970 et puis à deux celles de 1971 ; par contre, nous avons porté l'échantillonnage à 6 répétitions de 50 plantes par prélèvement.

Nous avons également déterminé la précocité de montée et vérifié la précocité d'épiaison de variétés étudiées.

Pour 5 d'entre elles : « Joss », « Mistral », « Moisson », « Champlein » et « Cappelle », nous avons mesuré en 1969 l'incidence des attaques de Pétin-verse sur le rendement (DOUSSINAULT, 1970). La pesée et le dénombrement des grains pour chaque épi ont porté uniquement sur des plantes de trois talles.

— Dans une première phase, l'unité d'observation a été la talle. Cinquante épis avec leur tige ont été choisis à maturité pour chaque variété et chaque classe d'attaque établie d'après une échelle de notations mise au point par PONCHET (1959) pour des tiges encore vertes.

TABLEAU I

Caractéristiques des variétés de Blé tendre choisies d'après leur comportement vis-à-vis du Piétin-verse et leur précocité, d'après le « Bulletin des variétés de céréales » (éd. 1968)

Variétés tardives	*Note de résistance vis-à-vis du Piétin-verse*	*Variétés demi-précoces*	*Note de résistance vis-à-vis du Piétin-verse*
« Cappelle »	6	« Joss »	6
« Somme »	5	« Champlein »	3
« Wimax »	4	« Magdalena »	1
Variétés demi-tardives		*Variétés précoces*	
« Artois »	6,5	« Floress »	3
« Eureka » [1]	3	« Moisson »	1
« Aa »	1	*Variété très précoce*	
		« Mistral »	5,5

Toutes ces variétés ont été sélectionnées et obtenues en France et étaient inscrites au cataloge officiel français en 1968.

La résistance est notée de 9 très élevé à 1 très faible.

[1] La ligne VPM 1 (non inscrite au catalogue officiel français), étudiée au cours des années culturales 1970-1971 et 1971-1972 présente une précocité à l'épiaison voisine de celle d' « Artois ». Elle a remplacé, dans notre essai, la variété « Euréka ».

Nous avons dû effectuer les notations à maturité et avons été contraints de regrouper sous la rubrique : Classe 0, les classes 0, 1 et 2 définies par cet auteur :

Classe 0 : aucun symptôme
Classe 1 : une tache ocellée
Classe 2 : deux ou trois taches ocellées
} Classe 0 : aucun symptôme ou tige très peu touchée
Classe 3 : taches confluantes n'entourant pas la tige : Classe I
Classe 4 : lésions entourant la tige : Classe II
Classe 5 : tige creusée, cassée ou versée : Classe III

En sélection, l'unité d'observation est la plante, aussi nous avons voulu estimer, dans nos conditions, l'importance de la compensation entre talles malades et saines d'une même plante ; en effet, ce phénomène a été mis en évidence par PONCHET, 1959. C'est pourquoi, pour la variété

« Joss » d'une sensibilité moyenne au Piétin-verse, nous avons pris les plantes comme unité d'observation et nous les avons classées en trois catégories :

Catégorie A : plantes comportant des talles de classe o ou I ;
Catégorie B : plantes comportant des talles de classe o, I et au moins une talle de classe II ;
Catégorie C : plantes comportant des talles de classe o, I et II et au moins une talle de classe III.

Pour chaque catégorie, nous avons observé 50 plantes dont nous avons classé les talles suivant l'importance de l'attaque.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

I. — *Notation visuelle des symptômes et analyse du comportement variétal*

Jusqu'au moment de l'apparition de la tige et avant la disparition par sénescence des premières gaines chez les variétés les plus précoces, on peut appliquer la méthode de notation préconisée par PONCHET. Elle consiste à apprécier le pourcentage moyen, par plante ou par talle, de gaines pénétrées par le champignon. La transformation angulaire de Bliss (Arc sinus $\sqrt{\text{pourcentage}}$) permet de rendre la variance indépendante des moyennes et d'effectuer l'analyse statistique.

Il est difficile au moment de la montée, de comparer des variétés de précocité très différentes. En effet, le développement des entrenœuds entraîne les gaines les plus internes dans leur croissance et le parasite atteint la tige plus rapidement pour les lignées précoces que pour les lignées tardives. Chez ces dernières, ce processus d'élongation n'est pas commencé et la pénétration du champignon à travers les gaines peut se poursuivre.

Lorsque toutes les variétés sont montées, un critère d'appréciation homogène peut être de nouveau trouvé. Le classement des talles en deux catégories : très malades d'une part, peu malades et saines d'autre part, s'établit en appréciant le pourcentage de la section de la tige envahie. Suivant l'époque de notation et la gravité de l'attaque, il nous a paru nécessaire de faire varier ce pourcentage jugé limite entre les deux catégories pour bien différencier les variétés. Par exemple, de 25 p. 100 à la mi-mai, il passe à 75 p. 100 fin juin si les conditions ont été favorables au développement du parasite. On effectue le calcul statistique sur le pourcentage de talles d'une des deux catégories après transformation angulaire de Bliss.

A partir du moment où la base des tiges est jaune, les notations deviennent incertaines, car les confusions sont possibles avec d'autres parasites, en particulier *Rhizoctonia solani* et *Fusarium nivale* et les tissus sains se distinguent mal des tissus envahis par le parasite.

Pendant la période végétative, on peut rapporter le pourcentage de gaines touchées au nombre de talles malades ou à celui du total des talles. Dans le premier cas, on mesure la profondeur ou la vitesse de pénétration lorsque la talle est attaquée. Dans le second cas, on tient compte également de la fréquence des contaminations. Les résultats (tabl. 2 et 3) montrent une certaine analogie des deux classements.

Le premier système de notation, bien que plus précis, (coefficient de variation plus faible) ne permet pas de différencier aussi nettement les variétés que le second.

TABLEAU 2

Comparaison, au stade plantule,
du pourcentage de gaines contaminées par C. Herpotrichoides
chez les talles malades de 12 variétés de Blé tendre

Observation du 1er février 1970		Observation du 15 mars 1971		Observation du 1er avril 1970
« VPM 1 »	34,48	« VPM 1 »	37,31	
« Somme »	40,07	« Artois »	39,06	Essai non significatif
« Artois »	41,45	« Joss »	39,07	
« Cappelle »	42,83	« Mistral »	39,09	
« Joss »	44,12	« Cappelle »	39,17	
« Moisson »	44,13	« Somme »	40,02	
« Floress »	44,80	« Floress »	40,15	
« Champlein »	44,50	« Champlein »	42,04	
« Aa »	45,32	« Aa »	42,15	
« Magdalena »	45,39	« Moisson »	42,43	
« Mistral »	45,17	« Wimax »	42,76	
« Wimax »	46,19	« Magdalena »	43,12	
Coefficient de variation moyen : 7,4 p. 100		Coefficient de variation moyen : 3,6 p. 100		

Les variétés sont regroupées par la méthode de la plus petite amplitude significative de Duncan (seuil 0,05).

TABLEAU 3

Comparaison du pourcentage de gaines contaminées
par C. Herpotrichoides, *au stade plantule,*
chez 12 variétés de Blé tendre

Observation du 1er février 1970		Observation du 15 mars 1971		Observation du 1er avril 1970	
« VPM 1 »	0,88	« VPM 1 »	4,83	« VPM 1 »	0,35
« Artois »	2,96	« Artois »	10,99	« Artois »	2,92
« Cappelle »	4,01	« Cappelle »	14,67	« Cappelle »	5,89
« Somme »	5,09	« Joss »	16,86	« Somme »	8,09
« Mistral »	5,42	« Mistral »	17,78	« Wimax »	8,28
« Joss »	6,28	« Somme »	17,89	« Mistral »	8,99
« Magdalena »	6,64	« Champlein »	21,47	« Champlein »	10,22
« Champlein »	8,26	« Wimax »	22,45	« Joss »	12,27
« Moisson »	9,51	« Magdalena »	22,86	« Aa »	13,38
« Wimax »	9,96	« Floress »	23,41	« Magdalena »	13,99
« Floress »	10,81	« Moisson »	24,32	« Floress »	14,79
« Aa »	11,18	« Aa »	24,43	« Moisson »	15,20
Coefficient de variation moyen : 28,0 p. 100		Coefficient de variation moyen : 14,4 p. 100		Coefficient de variation moyen : 33,2 p. 100	

Les variétés sont regroupées par la méthode de la plus petite amplitude significative de Duncan (seuil 0,05).

En effet, la vitesse de pénétration des gaines par le parasite semble assez voisine pour toutes les variétés. La lignée « VPM 1 » est cependant nettement plus résistante à la pénétration, par contre « Magdalena » et « Wimax » paraissent pénétrées plus facilement.

L'analyse du pourcentage moyen de gaines contaminées par talle observée (second système de notation) qui tient compte à la fois des tiges saines et malades, montre que les diverses variétés ne subissent pas la même fréquence de contamination. Outre la lignée « VPM 1 », la variété « Artois » paraît nettement supérieur aux autres. « Cappelle » et dans une moindre mesure « Mistral » et « Joss » ont un bon comportement. « Moisson », « Floress » et « Aa » semblent contaminées facilement.

Dans les conditions naturelles, au stade plantule, deux phénomènes semblent intervenir dans l'expression des symptômes.

— Le premier est la vitesse de pénétration du champignon à travers les gaines (tabl. 2). Il est relativement mal apprécié dans les conditions naturelles où les attaques sont permanentes.

— Le second est la fréquence d'une infection effective des plantes traduite dans le tableau 3.

TABLEAU 4

Comparaison du pourcentage de tiges présentant une attaque grave de C. Herpotrichoides, *au stade adulte, chez 12 variétés de Blé tendre*

Observation du 25 mai 1970		Observation du 14 juin 1971		Observation du 2 juillet 1970	
« VPM 1 »	12,07	« VPM 1 »	29,92	« VPM 1 »	37,45
« Artois »	26,17	« Somme »	44,28	« Mistral »	56,08
« Cappelle »	27,90	« Cappelle »	44,47	« Somme »	58,57
« Mistral »	29,42	« Mistral »	47,98	« Cappelle »	61,55
« Somme »	30,05	« Floress »	49,02	« Joss »	63,52
« Joss »	32,87	« Artois »	50,35	« Floress »	66,80
« Wimax »	33,73	« Joss »	50,82	« Artois »	67,08
« Champlein »	33,75	« Wimax »	53,82	« Aa »	68,58
« Floress »	35,23	« Champlein »	55,68	« Wimax »	70,27
« Aa »	37,08	« Aa »	56,40	« Champlein »	71,12
« Moisson »	40,75	« Moisson »	58,03	« Moisson »	75,95
« Magdalena »	46,78	« Magdalena »	60,12	« Magdalena »	78,02
Cœfficient de variation moyen : 14,9 p. 100		Cœfficient de variation moyen : 6,3 p. 100		Cœfficient de variation moyen : 9,0 p. 100	

Les variétés sont regroupées par la méthode de la plus petite amplitude significative de Duncan (seuil 0,05).

Avec une infection artificielle par la technique de MACER (1969) qui consiste à coiffer les coléoptiles d'un manchon de paille envahi par le champignon, la pénétration du parasite à travers les gaines est particulièrement bien appréciée.

Seules les attaques importantes à maturité provoquent une perte de rendement ; c'est pourquoi, au stade adulte, nous pouvons nous limiter, dans l'analyse des tiges, à deux classes : saines ou peu touchées d'une part, touchées ou très touchées d'autre part. L'évolution des lésions atteignant 25 p. 100 de la section de la tige au 15 mai ou atteignant 75 p. 100 à la fin juin aboutit dans les deux cas aux mêmes attaques graves à maturité. C'est pourquoi, au cours de la saison de notation, nous sommes amenés à faire varier le pourcentage séparant les deux classes de tiges. Dans les conditions naturelles, on apprécie le comportement final des variétés qui est la résultante des facteurs intervenant tout au long de la vie de la plante. En particulier, on apprécie bien la résistance à l'envahissement des tiges.

Les résultats des observations au stade adulte montrent une évolution du comportement de certaines variétés entre le 25 mai et le 2 juillet. « Artois » et « Champlein » ont un comportement de plus en plus mauvais à l'approche de la récolte. Par contre, d'autres variétés ont un classement identique pour les deux notations. La lignée VPM 1 » se montre encore la meilleure au stade adulte, puis viennent « Cappelle », « Somme » et « Mistral ». La plus grande sensibilité est notée chez « Moisson » et « Magdalena ».

L'analyse des tableaux 2, 3 et 4 montre une sensibilité particulière de « Magdalena » à la pénétration des gaines et à l'envahissement des tiges alors qu'elle est contaminée avec une fréquence relativement faible en début de végétation. Le classement d' « Artois » et de « Champlein » est moins bon au stade adulte qu'au stade plantule. Par contre, le classement de « Somme », « Mistral » et « Floress » est meilleur au stade adulte ; cette dernière variété est pourtant contaminée facilement en début de végétation. Ces différences de classement, au stade plantule et au stade adulte, même si elles ne sont pas considérables, semblent cependant suffisantes pour suggérer l'hypothèse que la résistance à l'envahissement des tiges n'est pas absolument liée à la résistance à la pénétration des gaines.

2. — *Rythme de développement des variétés*

Parmi les variétés dont la précocité d'épiaison est voisine de celle de « Cappelle », nous n'avons pu trouver, dans le Bulletin des variétés de céréales, aucune variété ayant une note de résistance au Piétin-verse inférieure à 4. Pour les variétés précoces, par contre, toutes les notes étaient inférieures ou égales à 3, sauf celle de « Mistral » qui était notée 5,5. Aussi avions-nous retenu l'hypothèse, d'ailleurs couramment avancée, que la précocité intervenait de façon importante dans l'expression de la résistance au Piétin-verse. D'ailleurs, nous pensions que la précocité de montée, phénomène qui se place pendant la période active du développement du parasite, pourrait avoir une incidence au moins aussi grande que la précocité d'épiaison sur le comportement des variétés vis-à-vis de ce parasite.

Sur la figure n° 1, nous avons reporté les dates de montée en 1972 de la tige au niveau 1 cm au-dessus du plateau de tallage (elles sont appréciées par la mesure quotidienne de la tige du maître brin de 10 plantes). Cette période qui marque le début de l'allongement rapide de la tige correspond approximativement à la réalisation du stade B défini par JONARD (1952). Nous avons également reporté les dates d'épiaison. « Artois » et « Somme » présentent une montée précoce pour leur date d'épiaison,

par rapport aux autres variétés, en effet, « Cappelle » et « Somme » épient le même jour, mais « Somme » est plus précoce que « Cappelle » de 14 jours au moment de la montée pour l'année considérée.

Nous constatons que les variétés qui se comportent relativement moins bien au stade plantule qu'au stade adulte sont toutes à montée précoce : « Mistral », « Floress », « Somme » ; il semblerait donc qu'une croissance rapide à l'automne et en hiver favorise l'infection. Cependant, l'influence de la précocité n'est pas suffisante pour déterminer le classement des variétés au stade plantule : « Artois », qui a une montée assez précoce, est toutefois la plus résistante des variétés classiques et « Aa », qui a une montée tardive, est cependant la plus sensible.

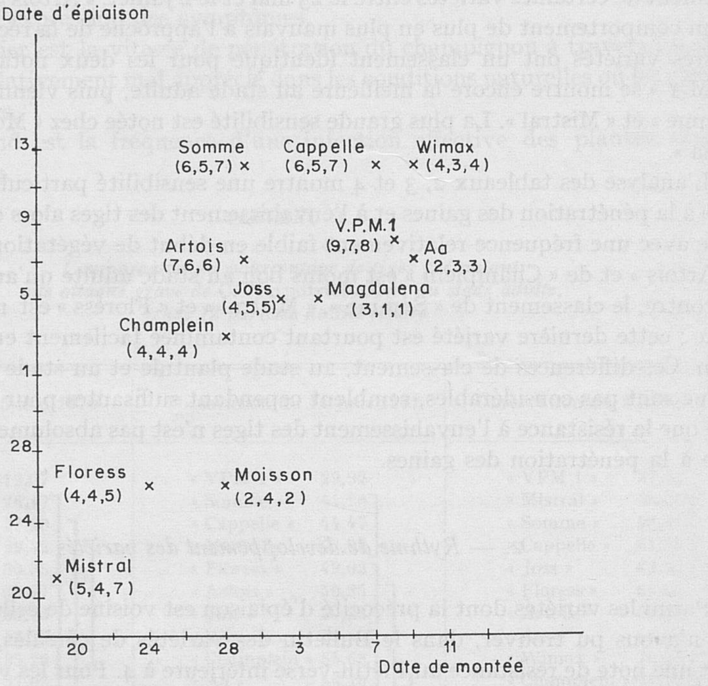


FIG. 1. — *Date d'épiaison et de montée de 12 variétés de blé tendre et principaux facteurs de leur comportement vis-à-vis du Piétin-verse*

Les dates de montée et d'épiaison ont été notées en 1972. Le premier chiffre sous le nom de la variété indique la résistance à la contamination par *C. Herpotrichoides* de 9 élevée à 1 faible. Le second indique la résistance des gaines à la pénétration. Le troisième indique la résistance des tiges à l'envahissement.

L'observation des symptômes nous avait permis de dire que les tiges des variétés à montée précoce étaient atteintes avant celles des variétés à montée tardive, mais il ne semble pas que ce fait soit l'élément déterminant du comportement final des variétés.

L'origine génétique différente des variétés précoces et leur sélection dans des milieux peu favorables au Piétin-verse pourraient expliquer, en grande partie, le mauvais comportement des variétés précoces vis-à-vis de ce parasite.

3. — *Effets du Piétin-verse sur quelques composantes du rendement*

L'observation de l'évolution des symptômes provoqués par une attaque de *C. herpotrichoides* n'est possible que sur un ensemble de plantes génétiquement homogènes. Elle nous permet de connaître le comportement de lignées fixées et de choisir des géniteurs. Pour sélectionner les plantes résistantes dans du matériel en disjonction, nous sommes contraints d'utiliser un critère indirect de sélection qui ne conduit pas à détruire les plantes pour les observer. Les études de PONCHET (1959) ont montré que le Piétin-verse diminue le poids du grain par épi mais qu'une certaine compensation se fait entre les talles d'une même plante. Aussi, nous avons voulu vérifier, si dans nos conditions, l'effet du Piétin-verse était suffisant pour permettre une sélection efficace contre ce parasite par la mesure du poids de grain par plante.

Pour les différentes classes de talles précédemment définies, le poids de mille grains semble peu affecté par les attaques de Piétin-verse. On constate même (tabl. 5) un poids de mille grains plus élevé pour les talles de la Classe III que pour les talles des autres classes de la variété « Mistral ».

TABLEAU 5

Influence du Piétin-verse sur le rendement en grain par talle (1)

Variétés	Caractéristiques mesurées	Classes de talle 0	I	II	III	Test F	Plus petite diff. signific. ($p = 0{,}05$)
« Mistral »	Poids de 1 000 grains (g)	37,64	40,08	39,86	40,60	2,81 S	2,20
	Nombre de grains par épi ...	44,38	41,66	41,62	38,22	6,61 S	2,78
	Poids de grains par épi (g) ..	1,68	1,67	1,66	1,65	1,28 NS	
« Moisson »	Poids de 1 000 grain (g)	44,28	48,74	45,46	45,22	5,83 S	2,28
	Nombre de grains par épi ...	48,98	44,14	42,78	41,88	6,58 S	3,48
	Poids de grain par épi (g) ...	2,17	2,14	1,96	1,91	3,91 S	0,19
« Champlein »	Poids de 1 000 grains (g)	34,28	34,34	31,16	33,24	2,77 S	2,52
	Nombre de grains par épi ...	42,42	38,76	38,38	33,30	10,18 S	3,32
	Poids de grain par épi (g) ...	1,48	1,32	1,19	1,10	11,25 S	0,14
« Joss »	Poids de 1 000 grains (g)	33,50	34,04	34,50	35,72	1,44 NS	
	Nombre de grains par épi ...	64,66	58,80	56,04	50,34	12,57 S	4,75
	Poids de grain par épi (g) ...	2,17	2,00	1,94	1,80	4,18 S	0,21
« Cappelle »	Poids de 1 000 grains (g)	37,66	37,60	36,34	33,76	2,64 S	3,98
	Nombre de grains par épi ...	39,74	39,60	34,20	32,76	6,09 S	2,91
	Poids de grain par épi (g) ...	1,51	1,49	1,26	1,14	9,22 S	0,17

(1) DOUSSINAULT, 1970.

Pour rendre compte de ce comportement particulier, on peut formuler l'hypothèse que chez cette variété à développement précoce, l'attaque a surtout porté sur la talle principale qui possède le plus d'épillets. Le Piétin-verse aurait eu pour conséquence d'empêcher la formation d'un troisième grain dans l'épillet, toujours le plus petit, ce qui entraînerait l'augmentation relative du poids de 1 000 grains.

Par contre, le nombre de grains par épi est toujours significativement plus faible pour les talles de la Classe III. Il en est de même pour le poids de grain par épi, toutefois les différences ne sont pas significatives pour « Mistral ».

Dans tous les cas, les attaques de Piétin-verse diminuent significativement le nombre de grains par épi. A la suite de PONCHET (1959), nous pouvons conclure que ce parasite affecte davantage la fertilité qu'il ne provoque l'échaudage.

Les plantes de la variété « Joss », classées dans la catégorie A, définie précédemment et donc peu touchées, sont significativement différentes de celles des deux autres catégories aussi bien pour le poids de 1 000 grains et pour le nombre de grains par plante, que pour le poids de grains par plante (tabl. 6).

TABLEAU 6

Influence du Piétin-verse sur le rendement en grain par plante [1]
Variété « Joss » (Plantes de 3 talles)

Caractéristiques mesurées	Catégories de plantes			Test F	Plus petite différence significative ($p = 0{,}05$)
	A	B	C		
Poids de 1 000 grains (g)	38,50	36,16	35,96	4,97 S	1,8 g
Nombre de grains par plante	175,08	167,08	153,26	6,27 S	12,47
Poids de grain par plante	6,73	6,00	5,48	13,67 S	0,48 g
Perte de rendement par rapport à la catégorie A (%)	0	10,8	18,6		

Talles de classe 0 : tige saine ;
— classe I : tige peu touchée ;
— classe II : tige touchée ;
— classe III : tige très touchée se brisant sous simple pression des doigts.

Plantes de catégorie A : plantes comportant des talles de classe 0 ou I ;
— — B : plantes comportant des talles de classe 0, I et au moins une talle de classe II ;
— — C : plantes comportant des talles de classe 0, I, II et au moins une talle de classe III.

[1] DOUSSINAULT, 1970.

Lorsque les plantes de chaque catégorie sont analysées talle par talle, on ne trouve pas de différence significative entre les talles saines et attaquées d'une même plante. Par contre, on observe des différences significatives, au moins pour le poids de grain par épi, entre chaque catégorie de plantes pour des talles présentant des symptômes identiques (tabl. 7).

Ainsi, dans les conditions climatiques de l'année 1969 à Rennes, pour la variété « Joss », nous ne retrouvons pas le phénomène observé par PONCHET, de compensation entre talles d'une même plante (tabl. 6 et 7). Au contraire, il semble qu'une attaque sur l'une des talles suffise à réduire également le rendement des autres talles non touchées. En effet, le poids de grain par épi des tiges de classe 0 est plus élevé

chez les plantes entièrement saines que chez les plantes comportant au moins une talle touchée (tabl. 7).

Compte tenu de ces observations, le poids de grain par plante a été retenu comme critère indirect d'évaluation des attaques de Piétin-verse. Ceci permet d'effectuer des notations à maturité et d'étaler la période d'observation ; la pesée a, par ailleurs, l'avantage de constituer une méthode de jugement absolument objective.

TABLEAU 7

Influence du Piétin-verse sur le rendement en grain par talle pour chaque catégorie de plantes (1) *Variété « Joss »*

Catégories de plantes	Nature des observations	Classe de talle : Intensité du Piétin-verse				Test F au seuil 5 p. 100
		0	I	II	III	
A	Nombre de talles analysées .	65	65	—	—	
	Poids de 1 000 grains (g) ...	39,45	37,98	—	—	
	Nombre de grains par épi ..	57,86	58,79	—	—	
	Poids de grain par épi (g) ..	2,27	2,23	—	—	
B	Nombre de talles analysées .	25	46	79		
	Poids de 1 000 grains (g) ...	37,84	35,76	36,16	—	0,89 NS
	Nombre de grains par épi ..	52,80	55,96	56,45	—	0,81 NS
	Poids de grain par épi (g) ..	1,96	1,97	2,03	—	0,26 NS
C	Nombre de talles analysées .	13	24	30	83	
	Poids de 1 000 grains (g) ...	36,62	34,83	35,63	36,29	0,63 NS
	Nombre de grains par épi ..	53,54	49,96	51,80	49,69	1,45 NS
	Poids de grain par épi (g) ..	1,97	1,71	1,96	1,79	1,82 NS
Test F au seuil 5 p. 100	Poids de 1 000 grains (g) ...	1,66 NS	3,55 S	0,16 NS		
	Nombre de grains par épi ..	1,81 NS	4,61 S	0,38 NS		
	Poids de grain par épi (g) ..	4,96 S	10,65 S	3,96 S		

(1) DOUSSINAULT, RUEL, 1970.

CONCLUSIONS

— Le comportement des variétés de Blé tendre vis-à-vis du Piétin-verse semble dépendre de trois facteurs principaux qui ne sont pas liés de façon absolue : résistance à la contamination ; résistance à la pénétration des gaines ; résistance à l'envahissement des tiges. La précocité semble intervenir pour une part relativement modeste.

— Au stade plantule, la technique de MACER (1969), présente l'inconvénient de permettre seulement l'appréciation du comportement vis-à-vis de la pénétration des gaines ; toutefois ce facteur est souvent un élément déterminant du comportement variétal. La précision de l'inoculation au champ (époque de contamination,

quantité d'inoculum) est beaucoup moins satisfaisante ; les observations rendent compte surtout de la fréquence des contaminations de la variété. Sous tunnel plastique, après infection artificielle par du mycélium broyé, les deux paramètres qui conditionnent le comportement au stade plantule peuvent être mesurés. En effet, pour les plantes infectées, la date d'inoculation est unique ; la pénétration des gaines peut ainsi être appréciée. Mais une partie des plantes, plus ou moins grande suivant la variété, échappe à l'infection et on peut estimer aussi la fréquence des contaminations.

Au stade adulte, les observations ne peuvent se faire pratiquement qu'au champ ; elles permettent surtout d'apprécier l'envahissement des tiges.

Une bonne connaissance du comportement variétal vis-à-vis de *C. herpotrichoides* nécessite donc au moins deux notations : l'une au stade plantule, l'autre au stade adulte.

— La lignée « VPM 1 » semble très supérieure aux autres variétés pour les trois facteurs du comportement vis-à-vis du parasite. Son utilisation comme géniteur se justifie donc pleinement. D'ailleurs, un croisement en cours d'étude avec la variété « Moisson » laisse espérer la mise au point de variétés présentant le niveau de résistance de ce géniteur.

— Avec les variétés issues de croisements intraspécifiques, on peut espérer des transgressions pour la résistance globale vis-à-vis de ce parasite dans des croisements entre lignées ayant un comportement particulièrement intéressant pour un ou deux facteurs de résistance. Les croisements (« Artois » × « Mistral »), (« Artois » × « Somme ») et (« Artois » × « Cappelle ») semblent s'imposer pour la recherche de telles transgressions.

Il ne semble pas y avoir une influence de la précocité de montée ou d'épiaison telle qu'il soit impossible de sélectionner des lignées précoces, résistantes au Piétin-verse.

— Après hybridations, dans les générations ultérieures, chaque plante a un génotype différent. Il nous a semblé, à la suite de cette étude, qu'une des meilleures méthodes pour améliorer la résistance moyenne d'un croisement dans les premières générations consistait à favoriser les attaques de Piétin-verse et à sélectionner, par la pesée, des grains de chaque plante. Un semis précoce, effectué à densité normale de culture, sur de grandes parcelles, crée un milieu favorable au développement de l'infection provoquée par l'épandage de chaumes infectés à la levée ; ces conditions de culture permettent à Rennes une attaque très forte et homogène du parasite chaque année.

Dans ce matériel génétiquement hétérogène, bien d'autres facteurs que le Piétin-verse agissent sur le rendement en grain par plante, toutefois ce type de sélection est favorable également à l'amélioration de la productivité ou de la résistance vis-à-vis d'autres parasites. Cependant, un avantage sélectif favorisera aussi les plantes les plus aptes à la compétition, en particulier les plantes les plus hautes et les plus précoces. Si l'objectif recherché est la création de variétés, on devra éliminer les plantes hautes avant les pesées. Par contre, si on recherche des transgressions et si le croisement en cause peut conduire à un géniteur, les observations devront être faites par classe de hauteur. Après trois années d'une sélection pratiquée selon cette méthode, le matériel se trouve en F_5 et est repris en sélection généalogique. Les lignées F_6 retenues sont suffisamment fixées pour une observation complète, au

stade plantule et au stade adulte, qui permet de connaître le niveau de résistance atteint et de retenir les meilleures lignées.

— Dans l'hypothèse d'une association : lutte génétique — lutte chimique par traitement fongicide au tallage, il faudra améliorer de façon prioritaire la résistance à l'envahissement des tiges pour prévenir les attaques postérieures au traitement. Par contre, si le traitement fongicide est réalisé à l'épiaison, les variétés qui possèdent une bonne résistance à la pénétration des gaines seront plus intéressantes car les attaques antérieures au traitement n'auront pu nuire au rendement. Si on effectue un traitement de semences avec un fongicide systémique, c'est aussi ce dernier type de résistance qui est le plus favorable car il renforcera l'action du produit et permettra à la culture d'atteindre le mois de mai sans attaque importante.

Reçu pour publication en juin 1973.

REMERCIEMENTS

Je remercie vivement toutes celles et tous ceux qui m'ont aidé à la réalisation matérielle de ces essais, à la rédaction et à la présentation de cet article ; en particulier MM. PONCHET et ÉCOCHARD qui ont accepté d'être lecteurs, ainsi que tous ceux qui m'ont apporté leurs critiques constructives : M. MOULE, responsable du Groupe « Céréales » de l'I. N. R. A., M. MORICE, directeur de la Station d'Amélioration des Plantes de Rennes, mes collègues de cette Station et du Laboratoire de Phytopathologie du Centre de Recherches de Rennes.

SUMMARY

THE BEHAVIOUR OF 12 VARIETIES OF SOFT WHEAT WITH REGARD TO EYESPOT (*CERCOSPORELLA HERPOTRICHOIDES* FRON). CONSEQUENCES FOR SELECTION

The behaviour of 12 varieties of soft wheat, with regard to Eyespot (*Cercosporella herpotrichoides* FRON) was studied in artificially infected fields at the seedling stage and adult stage. These varieties show wide differences in resistance and forwardness.

From the results of the observations we could conclude that there are three main factors determining the behaviour of the varieties : — probability of plant infection, resistance of the seeds to penetration and resistance of the stems to attack. These three factors do not seem to be entirely linked. We also showed that forwardness of growth and ear formation was not a determining factors of the behaviour of the varieties.

The line « VPM 1 », (*Aegilops ventricosa* × *Triticum persicum*) × « Marne[3] », shows sufficient resistance for its use as a parent. The different behaviour of the varieties cultivated for the three factors thus defined, leads one to believe there will be transgressions.

The main effect of Eyespot is the reduction in the number of grains per ear and consequently in the total weight of grains per ear. As it is difficult to observe the selection symptoms directly, we chose the weight of grains per ear as indirect criterion of selection in order to obtain varieties more resistant to Eyespot than those at present registered in the Official French List.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANONYME, 1968. Bulletin des variétés. Céréales. *I. N. R. A., S. E. I., Étude* n° 37.

DOUSSINAULT G., 1970. Problèmes posés par l'amélioration de la résistance du Blé tendre vis-à-vis du Piétin-verse (*Cercosporella herpotrichoides* FRON). *Ann. Amélior. Plantes*, **20** (4), 433-452.

DOUSSINAULT C., RUEL P., 1970. Effets des attaques de Piétin-verse (*Cercosporella hercotrichoides* FRON) sur quelques composantes du rendement chez le Blé tendre, conséquences pour la sélection. *Sciences Agronomiques Rennes*, 6 p.

ÉCOCHARD R., MANSAT, 1958. Une sélection massale est-elle applicable à la recherche d'un Blé tendre peu sensible au Piétin-verse. *Ann. Amélior. Plantes*, **8**, 329-338.

JONARD P., KOLLER J., VINCENT A., 1952. Évolution de la tige et de l'épi chez la variété de Blé « Vilmorin 27 » au cours de la période de reproduction. *Ann. Amélior. Plantes*, **1**, 31-54.

MACER R. C. F., 1966. Résistance to eyespot disease (*Cercosporella herpotrichoides*) determined by a seedling test in some forms of *Triticum*, *Aegilops*, *Secale* and *Hordeum*. *J. agric. Sci.*, **67**, 3, 389-397.

MAÏA N., 1967. Obtention de blés tendres résistants au Piétin-verse, (*Cercosporella herpotrichoides*) par croisements interspécifiques. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, **53**, 2, 149-154.

PONCHET J., 1959. La maladie du Piétin-verse des céréales (*Cercosporella herpotrichoides* FRON). Importance agronomique, biologie, épiphytologie. *Ann. Épiphyties*, **10**, 45-98.

SIMONET M., 1957. Hybrides interspécifiques et intergénériques. *Ann. Amélior. Plantes*, **4**, 395-411.

VINCENT A., PONCHET J., KOLLER J., 1952. Recherche de variétés de blés tendres peu sensibles au Piétin-verse. Résultats préliminaires. *Ann. Amélior. Plantes*, **2**, 459-472.

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (4), 347-356.

ÉTUDE MÉTHODOLOGIQUE DE LA RÉSISTANCE A LA CHLOROSE CALCAIRE CHEZ LA VIGNE : PRINCIPE DE LA MÉTHODE DES GREFFAGES RÉCIPROQUES ET APPLICATION A LA RECHERCHE DE PORTE-GREFFES RÉSISTANTS

R. POUGET et M. OTTENWAELTER

Station de Recherches de Viticulture,
Centre de Recherches de Bordeaux, I. N. R. A.,
33140 Pont de la Maye

RÉSUMÉ

Il est impossible d'apprécier le degré de résistance à la chlorose calcaire d'un porte-greffe de vigne sans passer par l'intermédiaire du greffage. Dans ce but une méthode de greffage réciproque a été mise au point. Elle consiste à étudier dans un sol très chlorosant le comportement des 4 types d'association réalisés avec deux variétés A et B :

$$\frac{A}{A} \quad \frac{A}{B} \quad \frac{B}{B} \quad \frac{B}{A}$$

La comparaison de l'intensité des symptômes de chlorose des associations présentant, soit le même système radiculaire, soit le même système foliaire, conduit à mettre en évidence deux propriétés importantes :

1° L'aptitude du système radiculaire à satisfaire les besoins en fer du système foliaire.

2° Les exigences en fer du système foliaire pour la synthèse de la chlorophylle

Il est ainsi possible de comparer les deux variétés A et B pour chacune de ces deux propriétés. Lorsque deux associations ont le même système foliaire, c'est le système radiculaire qui porte les feuilles les moins chlorosées qui possède les aptitudes les plus élevées à absorber et à fournir le fer. De même lorsque deux associations ont le même système radiculaire, c'est le système foliaire le moins atteint par la chlorose qui a les exigences en fer les plus faibles.

La méthode des greffages réciproques est utilisée pour tester par rapport à « 41 B » (variété la plus résistante) le degré de résistance à la chlorose calcaire des nouveaux porte-greffes issus de semis. Si X est la variété à tester, les 4 associations réalisées sont :

$$\frac{X}{X} \quad \frac{X}{41\,B} \quad \frac{41\,B}{41\,B} \quad \frac{41\,B}{X}$$

La nouvelle variété X sera plus résistante que 41 B si l'on observe : $\frac{X}{X}$ moins chlorosé que $\frac{X}{41\,B}$ et $\frac{41\,B}{X}$ moins chlorosé que $\frac{41\,B}{41\,B}$.

La méthode peut également être utilisée pour comparer entre elles les exigences en fer des variétés greffons (cépages cultivés).

L'hypothèse selon laquelle il n'y a pas d'interaction entre le porte-greffe et le greffon pour l'absorption et le transport du fer fait l'objet d'une discussion.

INTRODUCTION

Apprécier le degré de résistance à la chlorose calcaire d'une plante annuelle ou d'une plante ligneuse pérenne non greffée ne pose pas de problème majeur dans la mesure où il est possible d'observer directement son comportement dans un sol chlorosant. Il n'en est pas de même pour les plantes qui sont soumises au greffage, comme la Vigne et les arbres fruitiers. Depuis fort longtemps, il est bien connu que le greffage, en créant une nouvelle association différente des deux entités de départ (greffon et porte-greffe), conduit à des modifications physiologiques dont l'une des plus importantes concerne le comportement vis-à-vis de la chlorose calcaire. C'est ainsi qu'un porte-greffe peut communiquer une forte sensibilité à la chlorose à un greffon déterminé alors que l'un et l'autre, cultivés non greffés (francs de pied) dans les mêmes conditions de milieu, peuvent rester indemnes de symptômes. Le phénomène inverse peut également être observé.

Ces faits, apparemment contradictoires, sont souvent rapportés à l'appui de la thèse selon laquelle le greffage est un facteur qui perturbe le métabolisme des deux individus associés.

Dans le but de mettre au point des tests précoces pour éprouver la résistance à la chlorose calcaire des nouvelles variétés de porte-greffes de Vigne obtenues de semis, il nous a paru utile de faire appel à cette propriété du greffage en essayant d'en préciser et d'en approfondir le mécanisme.

I. — PRINCIPE DE LA MÉTHODE DES GREFFAGES RÉCIPROQUES

Pour étudier l'influence du porte-greffe sur l'induction de la chlorose chez le greffon, nous avons pratiqué le greffage réciproque. Soient deux variétés A et B avec lesquelles nous réalisons quatre types de greffes :

— 2 hétérogreffes : $\frac{A}{B}$, $\frac{B}{A}$

— 2 homogreffes : $\frac{A}{A}$, $\frac{B}{B}$

Les 4 types d'associations ainsi obtenus sont plantés dans un sol très chlorosant, ayant un Indice de Pouvoir Chlorosant (IPC) supérieur à 100 (Juste et Pouget, 1972). Au bout de quelques semaines, les symptômes de chlorose apparus sur les jeunes feuilles sont notés de 0 à 5, suivant l'échelle de notation suivante :

Note 0 : Absence de symptômes. Feuilles de couleur vert foncé.
Note 1 : Limbe de couleur vert clair sans nervures apparentes.
Note 2 : Limbe de couleur jaune pâle avec apparition d'un réseau de fines nervures vertes.
Note 3 : Limbe de couleur jaune franc avec nervures principales vertes.
Note 4 : Limbe de couleur jaune franc à blanchâtre avec début de nécroses entre les nervures principales.
Note 5 : Limbe nécrosé sur plus de 10 p. 100 de la surface.

Grâce à ces notations précises, il est possible de procéder maintenant à des comparaisons par couple entre les 4 types d'associations. Pour cela, nous distinguerons successivement celles qui ont :

1. — *Le même système foliaire :*

$$\frac{A}{A} \text{ et } \frac{A}{B} \text{ d'une part} \qquad \frac{B}{B} \text{ et } \frac{B}{A} \text{ d'autre part}$$

2. — *Le même système radiculaire :*

$$\frac{A}{A} \text{ et } \frac{B}{A} \text{ d'une part} \qquad \frac{B}{B} \text{ et } \frac{A}{B} \text{ d'autre part}$$

Le raisonnement que nous allons tenir est basé sur l'hypothèse selon laquelle il n'y a pas d'interaction entre le greffon et le porte-greffe pour l'absorption du fer et son transport dans la plante. Nous supposons donc que, dans un milieu donné, un porte-greffe fournit toujours la même alimentation en fer, quelle que soit la nature du greffon qu'il porte. Nous discuterons plus loin des limites de cette hypothèse de travail. Cette restriction étant posée, nous pouvons comparer les notes de chlorose pour chacun des couples d'association définis plus haut.

a) *Associations ayant le même système foliaire.*

1er cas : système foliaire A.

Deux possibilités peuvent se présenter :

1. 1. $\frac{A}{A}$ est plus chlorosé que $\frac{A}{B}$ $\left(\frac{A}{A} > \frac{A}{B}\right)$

1. 2. $\frac{A}{A}$ est moins chlorosé que $\frac{A}{B}$ $\left(\frac{A}{A} < \frac{A}{B}\right)$

Si nous envisageons la première possibilité, nous pouvons admettre que le système radiculaire de B est plus apte que celui de A à satisfaire les besoins en fer du système foliaire A, puisqu'il lui permet de rester plus vert malgré les conditions chlorosantes. Dans la deuxième possibilité, c'est au contraire le système radiculaire de A qui est plus apte que celui de B.

2e cas : système foliaire B.

Ici encore, il faut envisager deux possibilités :

2. 1. $\frac{B}{B}$ est plus chlorosé que $\frac{B}{A}$ $\left(\frac{B}{B} > \frac{B}{A}\right)$

2. 2. $\frac{B}{B}$ est moins chlorosé que $\frac{B}{A}$ $\left(\frac{B}{B} < \frac{B}{A}\right)$

Les expériences réalisées avec des porte-greffes de résistance connue (« 41 B », « Riparia Gloire de Montpellier », « Vialla », etc.) ont montré que la première possibilité du premier cas (1. 1) entraîne toujours la seconde possibilité du deuxième cas (2. 2) et réciproquement. Nous avons donc :

$$\frac{A}{A} > \frac{A}{B} \rightarrow \frac{B}{A} > \frac{B}{B}$$

et

$$\frac{A}{A} < \frac{A}{B} \rightarrow \frac{B}{A} < \frac{B}{B}$$

Ces observations, renouvelées de nombreuses fois, constituent la base fondamentale de la méthode.

Les comparaisons des associations ayant le même système foliaire (A ou B) nous permettent donc d'établir des différences entre les aptitudes des 2 systèmes radiculaires (A et B) à satisfaire les besoins en fer des feuilles dans des conditions de sol induisant la chlorose. Il ne nous est pas encore possible de déterminer avec précision en quoi consistent ces différences. S'agit-il d'une meilleure aptitude à réduire le fer dans le milieu extérieur, à l'absorber en plus grande quantité en présence d'ions bicarboniques abondants dans les sols calcaires, à le transporter plus facilement dans la sève sous une forme plus assimilable ? En l'état actuel des connaissances sur le déterminisme de la chlorose calcaire, nous ne pouvons pas choisir entre ces différentes hypothèses et nous dirons donc seulement que les systèmes radiculaires sont plus ou moins aptes à satisfaire les besoins en fer des systèmes foliaires qu'ils supportent.

b) *Associations ayant le même système radiculaire.*

1er cas : système radiculaire A.

Nous pouvons rencontrer deux possibilités :

1. 1. $\frac{A}{A}$ est plus chlorosé que $\frac{B}{A}$ $\left(\frac{A}{A} > \frac{B}{A}\right)$

1. 2. $\frac{A}{A}$ est moins chlorosé que $\frac{B}{A}$ $\left(\frac{A}{A} < \frac{B}{A}\right)$

Si nous notons que $\frac{A}{A}$ est plus chlorosé que $\frac{B}{B}$, nous en déduirons que les besoins en fer du système foliaire de B sont mieux satisfaits que ceux de A par l'alimentation fournie par les racines de A. Le raisonnement inverse s'applique dans la deuxième possibilité $\left(\frac{A}{A} \text{ moins chlorosé que } \frac{B}{A}\right)$.

2e cas : système radiculaire B.

Les deux possibilités qui peuvent se présenter sont les suivantes :

2. 1. $\frac{B}{B}$ est plus chlorosé que $\frac{A}{B}$ $\left(\frac{B}{B} > \frac{A}{B}\right)$

2\. 2. $\frac{B}{B}$ est moins chlorosé que $\frac{A}{B}$ $\left(\frac{B}{B} < \frac{A}{B}\right)$

Là encore l'expérience nous a montré que les résultats observés avec des porte-greffes de résistance connue concordent avec ceux du premier cas :

$$\frac{A}{A} > \frac{B}{A} \rightarrow \frac{A}{B} > \frac{B}{B}$$

et

$$\frac{A}{A} < \frac{B}{A} \rightarrow \frac{A}{B} < \frac{B}{B}$$

Les comparaisons des associations ayant le même système radiculaire font donc apparaître des différences entre les exigences en fer des systèmes foliaires. Comme pour les aptitudes des systèmes radiculaires, nous ne pouvons pas définir avec plus de précision en quoi consistent ces exigences. Il nous est seulement possible de supposer que les variétés à fortes exigences semblent utiliser moins facilement pour la synthèse de leur chlorophylle le fer qui leur est fourni par les racines.

Le raisonnement précédent nous a conduit à mettre en évidence deux notions importantes :

1° L'aptitude du système radiculaire à satisfaire les besoins en fer des feuilles.

2° Les exigences en fer du système foliaire pour la synthèse de la chlorophylle.

Discussion

La méthode des greffages réciproques qui vient d'être exposée rend possible, pour deux variétés, la distinction et la comparaison de ces deux propriétés physiologiques qu'il est difficile de séparer par d'autres méthodes d'investigation. En effet, sur une plante non greffée, il n'existe aucun moyen de dissocier l'aptitude du système radiculaire et les exigences en fer du système foliaire. Le comportement de la plante vis-à-vis de la chlorose calcaire est la résultante de ces deux propriétés. Si elle présente par exemple des symptômes graves, il n'est pas possible d'en attribuer la cause à des aptitudes faibles du système radiculaire ou à des exigences en fer élevées du système foliaire. Il est donc indispensable d'avoir recours au greffage réciproque pour déterminer la cause exacte de la sensibilité à la chlorose de cette plante.

Nous pouvons maintenant donner une explication aux observations, apparemment contradictoires, faites sur le comportement de plantes greffées et non greffées en sol calcaire. Il est facile en effet de concevoir qu'un porte-greffe non greffé reste vert alors qu'il induit une forte chlorose sur le greffon qu'il porte. Dans ce cas les exigences en fer du greffon sont supérieures à celles du porte-greffe.

Il est important de noter ici que les deux propriétés physiologiques (aptitude des racines à satisfaire les besoins en fer des feuilles et exigences en fer du système foliaire) sont indépendantes l'une de l'autre. Nous avons observé, à la suite d'essais répétés, que les variétés de porte-greffes résistantes à la chlorose (« 41 B », « 333 EM », etc.) ont toujours des aptitudes élevées des racines, à la différence des variétés sensibles (« Riparia Gloire de Montpellier », « Vialla », etc.) qui ont des aptitudes faibles. Mais les exigences en fer des systèmes foliaires sont spécifiques de chaque variété et ne sont liées en aucune manière aux propriétés du système radiculaire.

Pour un porte-greffe, la propriété fondamentale est de posséder au plus haut degré les aptitudes à fournir au greffon une bonne alimentation en fer ; les exigences en fer de son système foliaire ne sont donc pas à prendre en considération et toute sélection basée sur le comportement de la plante non greffée est une erreur méthodologique. Par contre, il est indispensable pour la recherche de variétés greffons résistantes à la chlorose de s'intéresser exclusivement aux exigences en fer des feuilles qui, dans ce cas, doivent être aussi faibles que possible. De la même façon, ce serait une erreur d'apprécier le niveau de ces exigences sur une plante non greffée dont le comportement vis-à-vis de la chlorose résulte à la fois des propriétés des racines et des propriétés des feuilles.

Nous avons supposé plus haut l'absence d'interaction entre le porte-greffe et le greffon pour l'absorption et le transport du fer dans la plante. Cette hypothèse ne peut pas être admise sans discussion. Certaines données récentes nous incitent à envisager l'existence d'influences réciproques entre le greffon et le porte-greffe dans le domaine de l'absorption et du transport du fer. CHANEY, BROWN et TIFFIN (1972), BROWN et AMBLER (1973) ont montré, sur Soja, que le fer ferrique est obligatoirement réduit avant d'être absorbé par les racines. Cette réduction est assurée par des substances exsorbées par les racines dans le milieu extérieur. De plus, ces mêmes substances joueraient un rôle dans le maintien à l'état ferreux du fer absorbé, augmentant ainsi sa mobilité et facilement son transport dans la sève. Chez la Vigne l'existence de substances réductrices a pu être mise en évidence en 1967 (JUSTE et POUGET, résultats non publiés). De telles substances, dont on n'a pas encore cherché à préciser la nature, peuvent, soit être synthétisées dans la racine à partir de précurseurs originaires ou non des feuilles, soit provenir directement du système foliaire. Aucune donnée ne permet d'apporter de précision sur ce sujet. On perçoit déjà, pour ce seul point particulier, la possibilité d'une influence du greffon sur le porte-greffe.

D'autre part, il a été démontré chez de nombreuses espèces (TIFFIN, 1966) que le fer est transporté dans la sève sous forme de citrate de fer, forme très mobile qui migre facilement jusqu'aux feuilles. La présence de citrate de fer a été mise en évidence chez la Vigne par BRUZAU (résultats non publiés). La formation du complexe fer-acide citrique se produit dans la racine après l'absorption du fer. L'acide citrique, chez la Vigne, est synthétisé dans le système radiculaire à partir des glucides fournis par les feuilles (RIBEREAU-GAYON, 1966). Il est donc permis ici encore d'envisager une influence du greffon sur le porte-greffe au niveau de la migration des glucides à travers le bourrelet de greffe. Cette dernière donnée et la précédente (rôle des substances réductrices) nous incitent à admettre que des interactions s'établissent peut-être entre le greffon et le porte-greffe et modifient l'absorption et la migration du fer dans la plante. Il est indispensable d'entreprendre des recherches complémentaires pour préciser ces mécanismes physiologiques qui sont de la plus grande importance pour une meilleure compréhension du déterminisme de la chlorose.

Quoiqu'il en soit, l'existence de telles interactions ne semble pas modifier considérablement le degré de résistance à la chlorose des porte-greffes ni les exigences en fer des feuilles des greffons, comme en témoignent les résultats des greffages réciproques obtenus avec des variétés connues. La méthode proposée ici peut donc, malgré cette réserve, être considérée comme fiable.

II. — APPLICATION DE LA MÉTHODE DES GREFFAGES RÉCIPROQUES A LA DÉTERMINATION DU DEGRÉ DE RÉSISTANCE A LA CHLOROSE DES NOUVELLES VARIÉTÉS DE PORTE-GREFFES

Nous venons de montrer que la méthode des greffages réciproques permet de comparer les aptitudes des racines de 2 variétés à satisfaire les besoins en fer des feuilles. Puisque le caractère de résistance à la chlorose d'un porte-greffe réside dans les aptitudes élevées de son système radiculaire à absorber et à fournir du fer au greffon, l'appréciation du degré de résistance d'une nouvelle variété consiste à le comparer à celui de la variété la plus résistante, en l'occurrence « 41 B » (« Chasselas » × « Berlandieri »). Pour cela, nous réalisons des greffes réciproques entre la nouvelle variété que nous appelons X et 41 B ; ce qui nous donne les 4 associations suivantes :

$$\frac{X}{X} \qquad \frac{X}{41\,B} \qquad \frac{41\,B}{41\,B} \qquad \frac{41\,B}{X}$$

Les greffes sont plantées dans un sol très fortement chlorosant. Après observation des symptômes de chlorose et notation de chaque plante, nous faisons les comparaisons des associations ayant le même système foliaire. Deux cas peuvent se présenter :

1er cas : $\frac{X}{X}$ est plus chlorosé que $\frac{X}{41\,B}$ et $\frac{41\,B}{X}$ plus chlorosé que $\frac{41\,B}{41\,B}$. Le système radiculaire de X a donc des aptitudes à satisfaire les exigences en fer du greffon inférieures à celles de 41 B. Il en résulte que la variété X est moins résistante à la chlorose que 41 B.

2e cas : $\frac{X}{X}$ est moins chlorosé que $\frac{X}{41\,B}$ et $\frac{41\,B}{X}$ moins chlorosé que $\frac{41\,B}{41\,B}$. La variété X est alors plus résistante à la chlorose que 41 B.

Plusieurs variétés nouvelles peuvent ainsi être testées simultanément par rapport à « 41 B » dans le même sol chlorosant.

Pour accroître la rapidité d'apparition des symptômes il est nécessaire de diminuer l'importance des réserves de fer de la plante greffée. Pour cela, les greffons utilisés sont à un seul bourgeon et les porte-greffes réduits à un mérithalle (environ 8 à 10 cm). Dans ces conditions la nouvelle pousse issue du bourgeon épuise rapidement les réserves en fer de la plante greffée et manifeste plus tôt les symptômes de chlorose.

Le nombre de répétitions par type d'association doit être au minimum de 5, les plants greffés étant choisis parmi les plus vigoureux et les plus homogènes.

Dans le but d'améliorer la précision de l'essai et l'homogénéité des résultats il est indispensable de choisir un seul clone par variété en prenant toutes les garanties nécessaires pour préserver un état sanitaire parfait du matériel végétal.

Il est préférable de prolonger les observations des symptômes de chlorose pendant deux ou trois cycles végétatifs successifs. L'expérience montre que les résultats obtenus vont toujours dans le même sens et que les différences entre types d'associations s'accentuent.

Discussion

La méthode des greffages réciproques peut paraître complexe et d'application difficile par rapport à celle qui consiste à comparer plusieurs porte-greffes portant le même greffon. Cette dernière méthode, que nous utilisons pour l'expérimentation des nouveaux porte-greffes dans les sols calcaires, fournit des données sur le degré de résistance des variétés les unes par rapport aux autres. Toutefois, à la différence de la méthode des greffages réciproques qui apporte une confirmation grâce à une double comparaison 2 à 2 des greffes ayant le même système foliaire, elle ne fournit que des indications relatives beaucoup moins rigoureuses sur le degré de résistance à la chlorose.

Nous utilisons la méthode des greffages réciproques dans une première phase pour trier les variétés nouvelles et les classer par rapport à une variété de référence (« 41 B »). Dans une deuxième phase nous appliquons la deuxième méthode (greffon unique sur différents porte-greffes) pour tester, dans un vignoble chlorosant, les variétés retenues à la suite de la première phase.

CONCLUSION

La méthode des greffages réciproques que nous venons de décrire est utilisée couramment pour tester le degré de résistance de nos obtentions de porte-greffes. En plus des avantages de fiabilité qu'elle offre, il apparaît qu'elle fournit rapidement et avec précision des données sur le comportement des nouveaux porte-greffes avant l'établissement d'essais sur sols calcaires.

Cette méthode constitue un instrument très utile non seulement pour la sélection de nouvelles variétés, mais aussi pour l'étude physiologique du déterminisme de la chlorose calcaire. En effet, grâce à la possibilité qu'elle offre de distinguer séparément les deux propriétés physiologiques des racines et des feuilles, il est permis d'envisager qu'elle facilitera les recherches sur le mécanisme de la carence en fer induite par la présence de calcaire dans le sol.

Nous n'avons abordé jusqu'ici que l'aspect concernant les aptitudes du système radiculaire à absorber le fer puisqu'il intéresse essentiellement les porte-greffes. Mais la méthode des greffages réciproques, comme nous l'avons déjà montré, est également susceptible de fournir des comparaisons sur les exigences en fer du système foliaire des plantes étudiées. Elle constitue donc un moyen sûr et efficace pour apprécier le niveau des exigences des variétés greffons (cépages cultivés) et pour établir une comparaison entre elles. Nous avons entrepris une telle étude en vue de déterminer, pour les principaux cépages français, une échelle d'exigences en fer. La connaissance du niveau des exigences d'une variété est en effet un facteur très important qui doit conditionner le choix du porte-greffe, au même titre que les caractéristiques du sol (Pouget et Juste, 1972).

La méthode des greffages réciproques a donc une portée générale et il est permis de penser qu'elle pourrait être appliquée à d'autres espèces pérennes que la Vigne, en particulier aux arbres fruitiers.

Reçu pour publication en septembre 1973.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à exprimer nos remerciements à MM. BRIAN et SALESSES, dont les remarques et les conseils nous ont été fort utiles pour la rédaction définitive de cet article.

SUMMARY

I. METHODOLOGICAL STUDY OF THE RESISTANCE OF VINE ROOTSTOCK TO CALCAREOUS CHLOROSIS : DESCRIPTION OF THE METHOD OF RECIPROCAL GRAFTING

It is impossible to determine the degree of resistance of a vine rootstock to calcareous chlorosis without involving grafting. With this aim, a method of reciprocal grafting was devised. It consists of studying, in very chlorotic soil, the behaviour of 4 types of association induced with two varieties A and B :

$$\frac{A}{A} \quad \frac{A}{B} \quad \frac{B}{B} \quad \frac{B}{A}$$

By comparing the intensity of chlorosis symptoms in associations with either the same root system or the same leaf system two important properties can be shown :

1. The capacity of the root system to meet the iron requirement of the leaf system;
2. The iron requirements of the leaf system for the synthesis of chlorophyll.

In this manner, it is possible to compare the two varieties, A and B, for each of these two properties. When two associations have the same leaf system, it is the root system which bears the least chlorotic leaves which has the greatest capacity for absorbing and supplying iron. Likewise, when two associations have the same root system, it is the leaf system the least effected by chlorosis which has the lowest iron requirement.

The method of reciprocal grafting is used to test the degree of resistance of new stocks, produced from seed, compared with 41 B (the most resistant varieties), to calcareous chlorosis. If X is the variety to be tested, the four associations induced are :

$$\frac{X}{X} \quad \frac{X}{41\ B} \quad \frac{41\ B}{41\ B} \quad \frac{41\ B}{X}$$

The new variety, X, will be more resistant than 41 B if the following can be observed ; $\frac{X}{X}$ less affected by chlorosis than $\frac{X}{41\ B}$ and $\frac{41\ B}{X}$ less affected than $\frac{41\ B}{41\ B}$.

The method can also be used to compare the iron requirements of the scion varieties in relation to each other.

The hypothesis according to which there is no interaction between rootstock and scion for the absorption and transport of iron is discussed.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BROWN J. C., AMBLER J. E., 1973. « Reductants » released by roots of Fe deficient soybeans. *Agron. J.*, **65**, 311-314.

CHANEY R. L., BROWN J. C., TIFFIN L. O. 1972. Obligatory reduction of ferric chelates in iron uptake by soybeans. *Plant Physiol.*, **50**, 208-213.

JUSTE C., POUGET R., 1972. Appréciation du pouvoir chlorosant des sols par un nouvel indice faisant intervenir le calcaire actif et le fer facilement extractible. Application au choix des porte-greffes de la Vigne. *C. R. Acad. Agric.*, **58**, 352-357.

POUGET R., JUSTE C., 1972. Le choix des porte-greffes de la Vigne pour les sols calcaires. *Conn. Vigne et Vin.*, **4**, 359-364.

RIBEREAU-GAYON G., 1966. *Etude du métabolisme des glucides, des acides organiques et des acides aminés chez* V. vinifera *L.* Thèse Sci. Phys. Paris.

RIVES M., 1971. Principes d'une étude du déterminisme de la vigueur en vue de la création de variétés nouvelles de porte-greffes de vigueur donnée. *Ann. Amélior. Plantes.*, **21**, 5-13.

TIFFIN L. O., 1966. Iron translocation. I. Plant culture, exudate sampling, iron-citrate analysis. II. Citrate iron ratios in plant stem exudates. *Plant Physiol.*, **41**, 510-519.

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (4), 357-366.

ÉTUDE DE LA TENEUR EN MATIÈRE SÈCHE DE L'OIGNON, *ALLIUM CEPA* L.

I. — ÉVOLUTION DE LA TENEUR EN MATIÈRE SÈCHE AU COURS DU DÉVELOPPEMENT VÉGÉTATIF DE LA PLANTE

B. SCHWEISGUTH et B. BRUANT

Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, I. N. R. A.,
78000 Versailles

RÉSUMÉ

L'évolution de la teneur en matière sèche des bulbes et du feuillage, au cours du développement végétatif, a été étudiée avec quelques hybrides d'oignon. On a aussi suivi la baisse de teneur des bulbes pendant la conservation.

Les principaux résultats sont :

— les bulbes des jeunes plantes ont une haute teneur en matière sèche (75 p. 100 ou plus de la teneur à maturité). Les différences entre hybrides sont déjà importantes au début de la formation du bulbe ;

— la teneur du feuillage est plus ou moins liée à celle du bulbe, mais elle varie très peu parmi les hybrides essayés. Elle est beaucoup plus faible que celle du bulbe ;

— la pluie fait baisser la teneur en matière sèche du bulbe ;

il y a une perte d'environ 2 points de matière sèche après 8 mois de conservation.

Quelques conséquences concernant la sélection et l'exploitation d'une production d'oignon pour la déshydratation en ont été tirées.

INTRODUCTION

L'oignon devient une plante industrielle. La déshydratation, en particulier, prend une place de plus en plus importante dans l'industrie alimentaire. En France la production d'oignon déshydraté est encore très modeste, mais elle croît. La sta-

tistique du Ministère de l'Agriculture donne les chiffres suivants en tonnes de produit fini par année :

— 1965, 347,0 t ;
— 1966, 280,3 t ;
— 1967, 502,2 t ;
— 1968, 605,9 t ;
— 1969, 600,3 t (Ministère de l'Agriculture, 1970).

Des variétés adaptées à cet usage seront de plus en plus demandées. Les caractéristiques essentielles de celles-ci devraient être, en plus des caractères agronomiques courants, une haute teneur en matière sèche, une chair claire ou blanche (oignon blanc), une haute teneur en précurseurs d'arôme, une forme épaisse.

Nous avons entrepris une étude du caractère le plus important, la teneur en matière sèche. Deux aspects ont retenu notre attention :

1° L'évolution de la teneur en matière sèche au cours du développement végétatif de la plante et au cours de la conservation des bulbes, qui fait l'objet du présent article ;

2° L'hérédité de ce caractère, qui sera traitée dans une deuxième partie.

Quelques auteurs se sont intéressés à l'évolution de la matière sèche des oignons (teneur et composition) pendant la conservation (BENNETT, 1941 ; KARMARKAR et JOSHI, 1941 ; YAMAGUCHI *et al.*, 1957). Mais, à notre connaissance, aucun travail n'a été publié concernant l'évolution de la teneur en matière sèche de la plante pendant son développement végétatif. Quelques auteurs, cependant ont suivi cette évolution à l'occasion d'autres études de physiologie (ZINK, 1966 ; NAGAÏ, 1967 ; KATO, 1967).

Les résultats que nous publions ici ont été obtenus au laboratoire en 1970 par BURTEY [1], en 1971 et 1972 par nous-mêmes.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons utilisé des hybrides expérimentaux entre lignées consanguines (lignées mâle-stériles au premier, deuxième ou troisième rétrocroisement par les lignées « mainteneuses » de stérilité, et lignées pollinisatrices I_3). Ces hybrides ont été choisis de manière à avoir une gamme étendue de teneurs en matière sèche.

Deux expériences ont été faites avec ce matériel végétal, l'une en 1971, l'autre en 1972.

En 1971, le semis a eu lieu le 13 mars ; les prélèvements ont été faits une fois par semaine du 7 juin au 30 août. En 1972, le semis a eu lieu le 17 mars ; les prélèvements ont été faits une fois par semaine du 19 juin au 28 août. Les deux années, ils ont été faits le matin entre 9 et 10 heures.

Le taux de matière sèche a été évalué après dessiccation à l'étuve à 85°C, jusqu'à poids constant (48 heures en début d'expérience avec les petites plantes, 72 heures en fin d'expérience). Ce taux a été calculé en p. 100 de la matière fraîche.

En 1971, lors des trois premiers prélèvements, les plantes ont été séchées entières. Par la suite, et en 1972, nous avons séparé bulbes et feuillage (limbes et fausse tige), en éliminant, quand nécessaire, les parties sénescentes des feuilles. Chaque échantillon comptait 15 plantes par hybride. Dès que les bulbes sont devenus trop gros nous n'avons utilisé qu'un quart de chacun.

En 1970, BURTEY a travaillé avec les mêmes méthodes, en utilisant deux cultivars hybrides : « F_1 n° 3 » (Vilmorin) et « Seco » (Asgrow).

[1] Adresse actuelle : Éts Tezier Frères, B. P. 223, 26002 Valence.

Dans l'expérience 1971, les bulbes récoltés le 30 août ont été conservés jusqu'au 10 avril 1972. Des échantillons ont été pris toutes les trois semaines environ, pour suivre l'évolution du taux de matière sèche pendant le stockage. Les lots étaient conservés dans des clayettes, dans un local fermé où les températures étaient toujours un peu supérieures à celle de l'extérieur. Un chauffage évitait seulement le gel.

Au début de l'expérience 1972, nous avons mesuré le diamètre du collet (fausse tige) et celui du bulbe de chaque plante récoltée. Le rapport de ces deux diamètres définit un « indice de bulbaison » — « bulbing ratio » (HEATH et HOLLIES, 1965) — qui donne une bonne idée du développement du bulbe.

Pour tenter de suivre l'évolution du taux de matière sèche en fonction de la pluviométrie nous avons calculé une « somme pondérée des précipitations » (sp) ne tenant compte que de la pluviométrie des deux semaines précédant chaque prélèvement. C'est la somme des précipitations journalières divisées par le nombre de jours des observations pluviométriques à la date du prélèvement :

$$sp = \sum_{i=1}^{i=14} \frac{1}{i} pi$$

avec pi, précipitations en mm du ième jour avant le prélèvement. Les précipitations de la journée d'un prélèvement ($i = 0$) ne seront donc pas affectées à la somme sp afférente à ce prélèvement. Cet intervalle de deux semaines a été utilisé parce qu'il donne des résultats significatifs, meilleurs que ceux obtenus avec un intervalle plus court. (Les données pluviométriques journalières ont été fournies par la Station de Bioclimatologie du C. N. R. A., à Versailles).

II. — RÉSULTATS

1. — *Évolution du taux de matière sèche dans les bulbes pendant la végétation*

La figure 1 [1] montre qu'au cours de la saison le taux de matière sèche des bulbes a tendance à augmenter. Elle montre aussi qu'il est élevé dès le premier prélèvement (16 juin).

Cette tendance se confirme très bien en 1971 (fig. 2) où les taux augmentent fortement du 28 juin au 19 juillet (seulement jusqu'au 5 juillet pour l'hybride précoce 405).

En 1972 (fig. 3) les taux de matière sèche ont atteint leur maximum très tôt (26 juin). Au cours de l'été ils ont tendance à diminuer légèrement.

On remarque de nouveau, dans ces deux expériences, que les teneurs sont élevées dès les premiers prélèvements, et que les différences entre hybrides sont déjà très marquées.

L'« indice de bulbaison » calculé en 1972 montre (fig. 4) que la teneur en matière sèche des bulbes a atteint son maximum alors que ces bulbes sont encore à peine formés (indice évoluant de 2 à 3).

Il faut aussi remarquer que le taux de matière sèche augmente plus vite en début d'expérience, chez les hybrides les plus précoces : 405 en 1971, 705 en 1972. A tel point qu'il peut arriver que l'hybride qui, à maturité, à la teneur la plus faible, dépasse pendant une courte période celui qui a la teneur la plus élevée : le 5 juillet 1971, 405 dépasse 903.

La « somme pondérée des précipitations », sp, nous permet de voir l'influence des pluies sur l'évolution de la teneur en matière sèche des bulbes.

[1] L'écart-type sur les moyennes servant à tracer les différents graphiques varie entre 0,2 et 0,3.

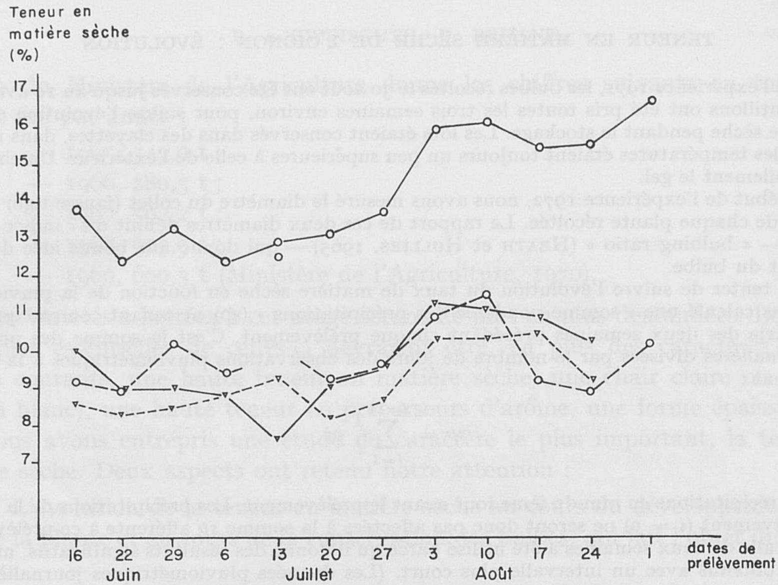


FIG. 1. — *Évolution de la teneur en matière sèche des bulbes et des feuilles au cours de la croissance*

○ bulbes Hybride F_1 « Seco » (Asgrow) ———
▽ feuilles Hybride « F_1 nº 3 » (Vilmorin) - - - -

(Expérience 1970 ; BURTEY)

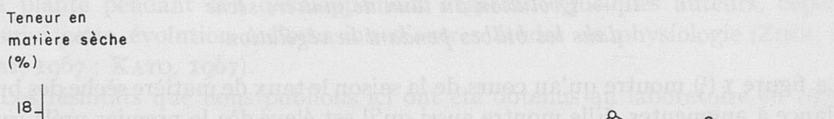


FIG. 2. — *Évolution de la teneur en matière sèche des bulbes et des feuilles au cours de la croissance*

○ bulbes Hybride 903 ———
▽ feuilles Hybride 405 - - - -
Hybride 8 — — —

t : 50 p. 100 des feuillages couchés

(Expérience 1971)

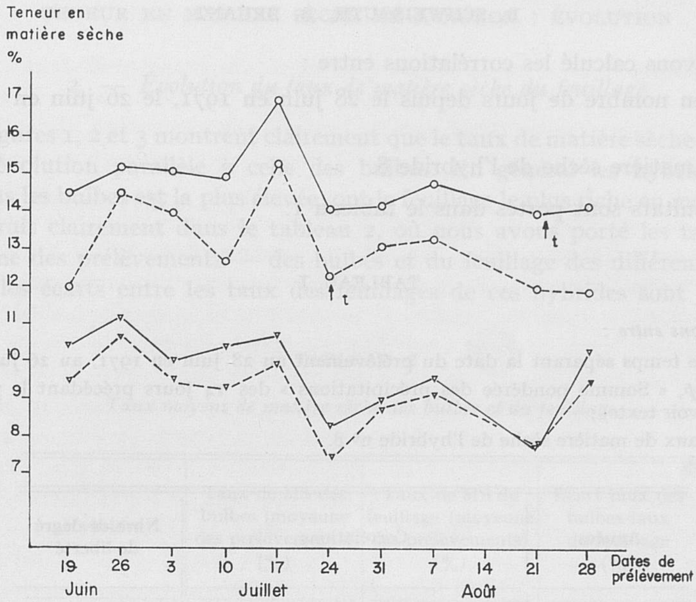


FIG. 3. — *Évolution de la teneur en matière sèche des bulbes et des feuilles au cours de la croissance*

○ bulbes Hybride 8 ———

▽ feuilles Hybride 705 - - - - -

t : 50 p. 100 des feuillages couchés

(Expérience 1972)

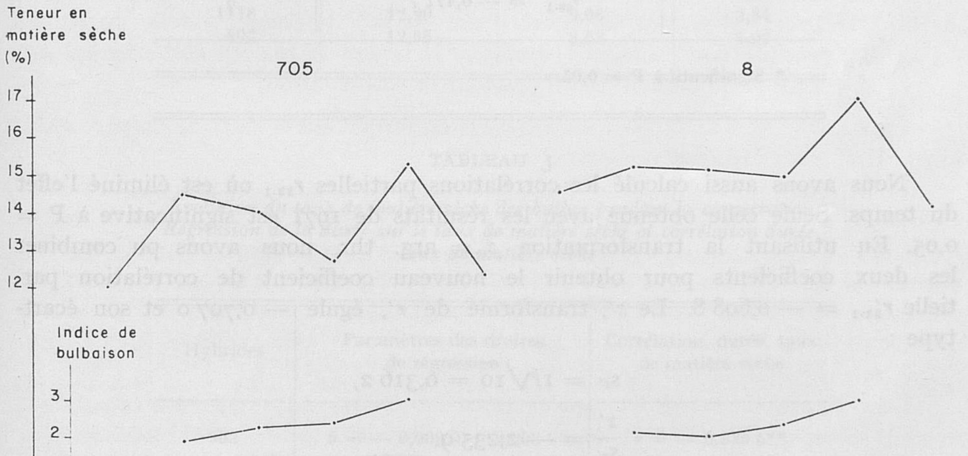


FIG. 4. — *Évolution de la teneur en matière sèche des bulbes, et de l'indice de bulbaison* (diamètre du collet/diamètre du bulbe)

(Expérience 1972)

Nous avons calculé les corrélations entre :

1 : temps, en nombre de jours depuis le 28 juin en 1971, le 26 juin en 1972 ;

2 : *sp*, ;

3 : taux de matière sèche de l'hybride 8.

Les résultats sont portés dans le tableau 1.

TABLEAU I

Corrélations entre :

1 : le temps séparant la date du prélèvement au 28 juin en 1971, au 26 juin en 1972 ;

2 : *sp*, « Somme pondérée des précipitations » des 14 jours précédant le prélèvement (voir texte) ;

3 : taux de matière sèche de l'hybride n° 8.

Années	Corrélations	Nbre de degré de liberté
1971	$r_{12} = 0{,}280\,1$	7
	$r_{13} = 0{,}837\,7$*	7
	$r_{23} = -\,0{,}142\,8$	7
	$r_{23\cdot1} = -\,0{,}719\,7$*	6
1972	$r_{12} = 0{,}010\,3$	7
	$r_{13} = -\,0{,}495\,6$	7
	$r_{23} = -\,0{,}414\,8$	7
	$r_{23\cdot1} = -\,0{,}471\,7$	6

* Significatif à P = 0,05.

Nous avons aussi calculé les corrélations partielles $r_{23\cdot1}$ où est éliminé l'effet du temps. Seule celle obtenue avec les résultats de 1971 est significative à P = 0,05. En utilisant la transformation z = arg. thr, nous avons pu combiner les deux coefficients pour obtenir le nouveau coefficient de corrélation partielle $r'_{23\cdot1} = -\,0{,}608\,8$. Le z', transformé de r', égale — 0,707 0 et son écart-type :

$$s_{z'} = 1/\sqrt{10} = 0{,}316\,2,$$

$$\frac{z'}{s_{z'}} = -\,2{,}235\,9.$$

La probabilité correspondante est inférieure à 0,03. Ce nouveau coefficient est bien significativement différent de zéro. Il y a une influence négative des précipitations sur le taux de matière sèche des bulbes.

Les coefficients r_{13} soulignent les deux tendances (augmentation de la teneur en 1971, diminution — ou stagnation — en 1972) que nous avions notées au début de ce chapitre.

2. — *Évolution du taux de matière sèche du feuillage*

Les figures 1, 2 et 3 montrent clairement que le taux de matière sèche du feuillage suit une évolution parallèle à celle des bulbes. En général les hybrides dont la teneur dans les bulbes est la plus élevée, ont le feuillage le plus riche en matière sèche. Ceci apparaît clairement dans le tableau 2, où nous avons porté les taux moyens — moyenne des prélèvements — des bulbes et du feuillage des différents hybrides.

Mais les écarts entre les taux des feuillages de ces hybrides sont faibles.

TABLEAU 2

Taux moyens de matière sèche des bulbes et du feuillage

Hybrides	Taux de MS des bulbes (moyenne des prélèvements) (%)	Taux de MS du feuillage (moyenne des prélèvements) (%)	Écart taux des bulbes-taux du feuillage (%)
1970 « Seco »	14,16	9,89	4,27
« F_1 nº 3 »	9,70	9,13	0,57
1971 903	16,25	9,50	6,75
8	14,85	9,48	5,37
405	13,19	8,93	4,26
1972 8	14,82	9,78	5,04
705	13,11	9,20	3,91
1118	12,90	9,06	3,84
402	12,65	8,63	4,02

TABLEAU 3

Évolution du taux de matière sèche des bulbes pendant la conservation. Régression de la durée sur le taux de matière sèche et corrélation durée, taux de matière sèche

Hybrides	Paramètres des droites de régression	Corrélation, durée, taux de matière sèche
903	$b = -0{,}008\,0 \pm 0{,}003\,4$ $a = 17{,}03$	$r = -0{,}830\,5^{**}$
8	$b = -0{,}007\,9 \pm 0{,}003\,0$ $a = 15{,}28$	$r = -0{,}860\,6^{**}$
405	$b = -0{,}005\,1 \pm 0{,}003\,0$ $a = 13{,}27$	$r = -0{,}731\,1^{**}$

** Corrélation significative à P = 0,01, avec 12 dº l.

Le tableau 2 indique aussi l'écart entre taux du feuillage et taux des bulbes. On remarque qu'il peut être très important, jusqu'à plus de 6 points. Naturellement cet écart est d'autant plus grand que les bulbes sont plus riches en matière sèche.

3. — *Évolution du taux de matière sèche pendant la conservation des bulbes*

La teneur en matière sèche des bulbes diminue au cours de la conservation. Nous avons calculé les paramètres de la régression linéaire du temps (durée de la conservation) sur le taux de matière sèche des bulbes pour chaque hybride, ainsi que la corrélation entre durée et taux. Les résultats apparaissent dans le tableau 3.

La baisse du taux de matière sèche par unité de temps est très semblable pour les hybrides 903 et 8, et paraît plus faible pour 405, mais la différence n'est pas significative. Globalement, en 8 mois, la perte est de 2 points environ pour 903 et 8, de 1,3 points pour 405.

III. — DISCUSSION

On peut résumer rapidement les résultats qui viennent d'être présentés :

1. Les bulbes des jeunes plantes ont une teneur en matière sèche élevée (75 p. 100 ou plus, de la teneur à maturité), et les différences entre hybrides sont déjà importantes ;
2. La teneur du feuillage est liée à celle du bulbe, mais elle varie peu dans l'ensemble des hybrides essayés, par contre elle est très inférieure à celle du bulbe ;
3. Les précipitations tendent à diminuer la teneur en matière sèche des bulbes ;
4. Il y a perte de matière sèche pendant la conservation.

Zink (1966) et Kato (1967) avaient déjà remarqué que le taux de matière sèche augmentait au cours de la croissance du bulbe.

Nagaï (1967) indique qu'après le début du renflement du bulbe, la teneur en matière sèche, devient faible dans le limbe des feuilles et forte dans le bulbe. Butt (1968) fait remarquer que la teneur en sucre (par rapport au poids sec) est plus élevée dans le bulbe que dans les feuilles et souligne qu'il y a donc translocation des sucres des feuilles vers le bulbe contre un gradient de concentration. Comme la matière sèche du bulbe est faite de plus de 60 p. 100 de sucres solubles (Butt, Bennett), nos résultats confirment ces observations.

La variation de teneur en matière sèche des bulbes entre hybrides, est surtout due à la variation de l'écart de teneur entre feuillage et bulbes. Les hybrides les plus riches en matière sèche sont donc ceux qui sont les plus efficaces pour accumuler des sucres contre un gradient de concentration.

Quant à la baisse du taux de matière sèche des bulbes au cours de la conservation, nos résultats confirment ceux de Yamaguchi *et al.* (1957). Ils indiquent une baisse de 1 point environ, en quatre mois de conservation à différentes températures. Bennett montre que le taux de sucre rapporté à la matière sèche, diminue aussi et d'autant plus que la température du local de stockage est plus élevée.

Nos résultats ne nous permettent pas de faire la part entre deux phénomènes

aux effets contradictoires : la respiration (perte de sucre) et la transpiration (perte d'eau).

Les résultats de cette étude ont, par ailleurs, quelques conséquences pratiques pour la sélection, comme pour l'exploitation d'une production d'oignons pour la déshydratation.

Il aurait été intéressant dans la sélection pour de hautes teneurs en matière sèche, de juger des descendances ou des individus, sur la teneur de leur feuillage. Une telle pratique aurait permis de conserver les plantes sélectionnées, en n'utilisant qu'une partie du feuillage pour les mesures. Malheureusement nos résultats montrent que ce ne serait efficace que pour éliminer les descendances à très faible taux.

Par contre il est possible de juger des descendances avant maturité, en analysant un échantillon de 15 à 20 jeunes bulbes. Une première sélection, entre descendances, peut ainsi être opérée avant la récolte.

La teneur des bulbes à maturité est atteinte avant que 50 p. 100 des feuillages ne soient couchés. Il n'y a donc pas d'inconvénient, du point de vue de la teneur, à récolter avant maturité. Mais cela peut être contre-indiqué du point de vue du rendement total : ZINK (1966) signale que dans son expérience 36 p. 100 du poids sec total des bulbes est accumulé entre « tombaison » (50 p. 100 des feuillages couchés) et récolte.

Pour l'industriel qui veut conserver des oignons pour les déshydrater après la période de récolte, il est intéressant de savoir à quelle perte de teneur en matière sèche il doit s'attendre. Deux points de perte entre récolte et fin de conservation, ne sont pas négligeables. Il peut avoir avantage à faire fonctionner son usine moins longtemps pour limiter la baisse de teneur.

Reçu pour publication en novembre 1973.

SUMMARY

STUDY OF THE DRY MATTER CONTENT IN ONION, *ALLIUM CEPA* L.

The evolution of the dry matter content has been studied during the growth of onion plants, in the foliage as well as in the bulbs. We have also evaluated the loss of dry matter in the bulbs during storage.

The main results are the following :

1. The bulbs of the young plants (beginning of bulb swelling) have a high dry matter content (75 p. 100 or more of the mature bulb content). The differences between hybrids are already important at this stage ;
2. The foliage dry matter content is more or less related to the bulb dry matter content, but it is much lower. It varies very little among the tested hybrids ;
3. Rainfalls have an adverse effect on dry matter content ;
4. There is a loss of about two points of dry matter after 8 months of storage.

As consequences of those results :

1. Dry matter accumulation in the bulb is obtained against a concentration gradient ;
2. No efficient selection can be made for high dry matter content, from foliage evaluations, but it can be made, between offsprings, with young bulbs ;
3. The early harvest of a field can be done without loss of dry matter content ;
4. Too long a storage would result in a loss of dry matter.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BENNETT E., 1941. The effect of storage on the carbohydrates of the Ebenezer onion. *Proc. Amer. Soc. hort. Sci.*, **39**, 293-4.

BUTT A. M., 1968. Vegetative growth, morphogenesis and carbohydrate content of the onion plant as a function of light and temperature under field-and controlled conditions. *Med. Landbouwhogesch. Wageningen*, **68**, 70, 81.

HEATH O. V. S., M. A. HOLLIES, 1965. Studies in the physiology of the onion plant. VI. A sensitive morphological test for bulbing and its use in detecting bulb development in sterile culture. *J. exp. Bot.*, **16**, 128-44.

KARMARKAR D. V., B. M. JOSHI, 1941. Investigations on the storage of onions *Indian J. agric. Sci.*, **11**, 82-94.

KATO T., 1967. Physiological studies on bulbing and dormancy of onion plant. XI. Physical factor in onion juice. *J. Jap. Soc. hort. Sci.*, **36** 109-13.

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE, 1970. Statistique Agricole 1970. Résultats de 1969. t. I, 356.

NAGAÏ M., 1967. Growth of the onion in summer crop. II. Fresh weight and dry mater content of leaves for indications of the growth and maturity. *J. Jap. Soc. hort. Sci.*, **36**, 3, 37-43.

YAMAGUCHI *et al.*, 1957. Effect of storage temperatures on keeping quality and composition of onion bulbs and on subsequent darkening of dehydrated flakes. *Proc. Amer. Soc. hort. Sci.*, **69**, 421-6.

ZINK F. W., 1966. Studies on the growth rate and nutrient absorption of onion. *Hilgardia*, **37**, 203-18.

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (4), 367-379.

NOTE TECHNIQUE

INOCULATION ARTIFICIELLE DE LA LUZERNE AVEC *COLLETOTRICHUM TRIFOLII* BAIN ET ESSARY. CLASSEMENT DE 19 CULTIVARS DE LUZERNE SUIVANT LEUR RÉSISTANCE AU PARASITE

J. GONDRAN et A. MAINER CASADO (1)

Laboratoire de Pathologie végétale,
Station d'Amélioration des Plantes fourragères, I. N. R. A.,
86600 Lusignan

RÉSUMÉ

L'Anthracnose est répandue partout en France où la Luzerne est cultivée. L'épidémie se déclare de juin à novembre et est favorisée par tout facteur augmentant ou conservant l'humidité dans les parcelles.

La méthode d'inoculation artificielle de la Luzerne avec *Colletotrichum trifolii* BAIN et ESSARY mise au point aux États-Unis a pu être adaptée aux installations de nos sélectionneurs. Nous avons pu montrer qu'un inoculum finement pulvérisé et qu'un feuillage dense favorisent l'infection. Nous avons constaté que sur les 19 populations de Luzerne comparées, les géniteurs américains sélectionnés surclassent nettement les variétés européennes. L'étude de la variabilité du pouvoir pathogène du parasite paraît indispensable pour s'assurer de l'efficacité de la sélection.

INTRODUCTION

L'Anthracnose de la Luzerne (fig. 1) est responsable de nécroses sur les tiges qui entraînent leur dessèchement.

Dans les infections naturelles, la désorganisation des tissus du végétal est localisée aux parties basses des tiges. L'alimentation en eau des pousses de Luzerne est alors gravement perturbée et ces organes flétrissent brutalement surtout en été. Lorsque les zones mortes s'étendent au collet, la plante entière peut mourir.

(1) Ingénieur Agronome au C. R. I. D. A. 01 (Centre regional de Investigaciones y Desarrollo Agrario) Apartado 10, La Coruña, Espagne.

Nos observations et celles qui nous ont été communiquées par différentes personnes (COURTILLOT, ingénieurs régionaux de l'I. T. C. F., techniciens notant les essais de comparaison de cultivars de Luzerne pour l'inscription au catalogue français des variétés, RAYNAL), montrent

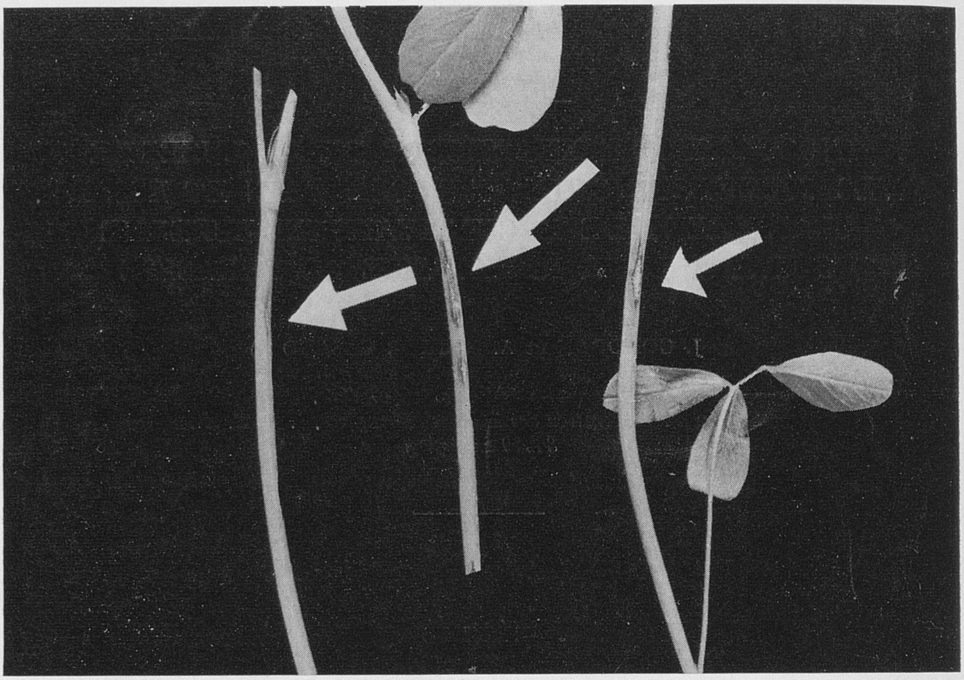


FIG. 1. — *Symptômes de* Colletotrichum trifolii BAIN *et* ESSARY *sur tiges de Luzerne*

A gauche : Strie nécrotique (note 2)

Au milieu et à droite : nécroses plus larges avec fructifications du parasite.

(photo : Mainer-Casado)

que l'Anthracnose est répandue sur l'ensemble du territoire français partout où la Luzerne est cultivée. Deux espèces de *Colletotrichum* sont en cause : *C. trifolii* BAIN et ESSARY et *C. destructivum* O'GARA (RAYNAL communication personnelle). Généralement l'épidémie commence en juin-juillet et peut continuer à se développer jusqu'en octobre-novembre. Tout facteur diminuant l'humidité dans les parcelles (sécheresse estivale, coupes) fait décroître la maladie.

Le parasite pourrait être présent dans les semences. Un sondage, dont les résultats nous ont été communiqués personnellement par CHAMPION, fut réalisé en 1971 et 1972. Cette investigation qui portait sur 1 200 graines, provenant de 12 lots d'origine différente, n'a pu mettre en évidence que deux semences présentant des fructifications de *Colletotrichum* spp.

Aucune expérimentation à notre connaissance n'a prouvé l'existence d'une relation entre la présence du parasite dans les semences et celle de la maladie dans les luzernières. En outre personne jusqu'à présent n'a constaté, dans la nature, des fontes de semis de Luzerne provoquées par *Colletotrichum* spp. Dans ces conditions nous pensons que la transmission du champignon par les semences, si elle existe, doit avoir un rôle mineur dans l'épidémiologie.

Le mycélium des acervules aggloméré en stroma, subsistant après la dernière coupe en automne sur les chaumes, permet au champignon de passer l'hiver. Au printemps l'humidité et l'augmentation de la température assurent la sporulation des organes de conservation du cham-

pignon. La dissémination du parasite est réalisée par le vent. L'eau n'apparaît pas nécessaire au transport des spores. Une expérience en chambre de culture nous a prouvé que la contamination peut se faire à plusieurs mètres de distance uniquement par des déplacements d'air. Dans la nature, les principaux facteurs climatiques pour que l'épidémie se déclenche sont :

— une température moyenne au moins égale à 18°C ;
— une humidité suffisante, pouvant être entretenue, par la rosée, les pluies et la densité du feuillage, si les coupes sont trop espacées ;
— des déplacements d'air.

Les dégâts de l'Anthracnose sont mal connus en France car ils sont généralement masqués par ceux provoqués par la Verticilliose.

Les chercheurs Américains (GRAHAM, 1972 ; BARNES, 1969) estiment que les *Colletotrichum* spp. sont aux U. S. A. responsables de pertes annuelles de fourrage variant de 5 à 10 p. 100 et pouvant atteindre 25 à 30 p. 100 sur la troisième coupe. Le champignon provoque certainement des dégâts plus importants dans les cultures grainières.

Ces considérations, nous ont décidé à entreprendre une lutte génétique contre la maladie.

Nous nous sommes proposés :

— de maîtriser une méthode d'inoculation artificielle ;
— de vérifier la validité de cette méthode sur un ensemble de cultivars de Luzerne présentant une gamme de sensibilité différente au parasite.

I. — CHOIX D'UNE MÉTHODE D'INOCULATION ARTIFICIELLE

A. — *Matériel et méthodes*

1. *Les travaux des étrangers.*

Aux États-Unis, la sélection de plantes résistantes se fait (CAMPBELL *et al.*, 1969 ; DEVINE *et al.*, 1971 ; DEVINE *et al.*, 1972 ; OSTAZESKI *et al.*, 1969 ; OSTAZESKI *et al.*, 1971) en contaminant artificiellement de jeunes plantes de Luzerne à l'âge de 15 jours.

Toutes les phases de l'expérimentation se passent dans une enceinte climatisée réglée à 24°C, 17 000 lux, et à une humidité relative voisine de la saturation. L'écartement entre plantes est de 2 × 2 cm.

Trois types d'inoculum sont utilisés :

— *L'inoculum sec.* Il est le plus employé car il permet de conserver aisément le pouvoir pathogène du parasite. Des tiges de Luzerne envahies par les acervules sont séchées puis broyées grossièrement.

Cette farine de tiges contaminées est saupoudrée sur les jeunes Luzernes à raison d'un gramme de poudre pour 45 plantes. Sitôt après le saupoudrage, de l'eau est pulvérisée sur les plantes.

— *Suspension de spores du parasite, cultivé sur milieu nutritif gélosé.* Le champignon est ensemencé dans des tubes à essai de 18 cm contenant un milieu stérile nutritif où entrent dans les proportions suivantes différentes constituants :

— 200 ml de liquide V 8 (jus concentré extrait de huit légumes et vendu dans le commerce alimentaire) ;
— 20 g de gélose ;
— 15 ml de OHNa à 0,1 N.

Après une semaine à la température du laboratoire des fructifications de *Colletotrichum* sont prélevées par grattage de la surface gélosée. Le prélèvement opéré sur 15 tubes à essai est mis en suspension dans 700 ml d'eau distillée.

— *Culture du Champignon sur feuille de Haricot flottant sur un milieu liquide à base de V 8.* Quinze feuilles de Haricot fraîchement cueillies sont mises chacune dans une boîte de Petri de 10 cm garnie d'une feuille de papier filtre. Après stérilisation à l'autoclave, un mélange liquide, composé de 200 ml de V 8, 15 ml de OHNa à 0,1 N, 785 ml d'eau distillée est réparti dans les 15 boîtes de Petri. Les feuilles de Haricot flottent à la surface et sont ensemencées par une sus-

pension de spores dans l'eau stérile. Au bout de 2 semaines dans une étuve éclairée, réglée à 25°C, le liquide des boîtes est éliminé et les feuilles de Haricot, qui sont alors entièrement couvertes de fructifications de *Colletotrichum*, sont broyées grossièrement dans 750 ml d'eau. L'inoculum est alors pulvérisé sur le feuillage des plantes de Luzerne.

Pour assurer, après la contamination, la pénétration du parasite dans les tiges, les plantes sont recouvertes pendant 17 à 72 heures par un sac de polyéthylène transparent.

2. *But, méthodes et techniques de notre expérimentation.*

Nous nous sommes proposés, dans un seul essai, de comparer les effets sur l'infection de toutes les combinaisons possibles d'un certain nombre de variantes qui sont :

— l'âge de la plante (17 ou 30 jours), au moment de l'inoculation artificielle ;
— la nature du substrat produisant les spores ;
— la concentration en spores ;
— la finesse de la pulvérisation de l'inoculum sur les plantes ;
— le moment de la notation (11 jours ou 20 jours après la contamination).

Le dispositif est un essai bloc comprenant 40 plantes par parcelle élémentaire et 5 répétitions.

a) *La plante.*

L'essai comportait des plantes de la même variété de Luzerne « Saranac » à deux stades de développement différents au moment de l'inoculation :

— *Plantes présentant 5 à 6 feuilles vraies.* Ce stade a été obtenu en laissant pousser pendant 30 jours, en serre chauffée, à une température variant de 10°C à 35°C (moyenne voisine de 20°C), des jeunes Luzernes. Ces dernières sont issues, de graines prégermées, repiquées le 19 octobre 1972, suivant l'écartement 3,7 × 6 cm dans des caissettes remplies d'un mélange $\left(\frac{1}{3} \text{ de terre}, \frac{1}{3} \text{ de terreau}, \frac{1}{3} \text{ de sable}\right)$ désinfecté à la vapeur. Nous avons choisi cette densité de plantes, quatre fois plus faible que celle utilisée aux U. S. A. parce qu'elle permet une floraison plus rapide, et par là, un raccourcissement des cycles de sélection.

— *Plantes présentant 3 à 4 feuilles vraies.* Dans ce cas les jeunes Luzernes étaient âgées de *17 jours* et avaient poussé en chambre de culture réglée à 17 000 lux, 16 heures de jour, 22-24°C et à une humidité relative variant entre 70 p. 100 et 90 p. 100. Le repiquage des graines germées eut lieu le 3 novembre 1972.

b) *Les inocula.*

Tous nos essais sont réalisés avec une population de *Colletotrichum trifolii* BAIN et ESSARY isolée à Lusignan en août 1972 à partir d'une tige de Luzerne naturellement contaminée.

Nous avons comparé les inocula suivants :

PDA-5 : suspension, contenant 5 × 10^6 spores par ml, obtenue par lavage à l'eau distillée de la surface d'une culture sur milieu PDA [1] ensemencé depuis 11 jours à la température du laboratoire. (Procédé voisin de celui utilisé par OSTAZESKI *et al.*, 1969. Le PDA remplace le « V 8 juice agar »).

H-6 : suspension contenant 6 × 10^6 spores par ml, obtenue par filtrat d'un broyat dans l'eau permutée d'une culture de 17 jours sur feuilles de Haricot flottant sur de l'eau à 1 p. 100 de malt. (procédé voisin de celui utilisé par OSTAZESKI *et al.*, 1969. Le malt remplace le « V 8 juice »)

M 2 G-0,05 : suspension, contenant 0,5 × 10^6 spores par ml, obtenue par lavage à l'eau distillée de la surface d'une culture sur milieu gélosé à 2 p. 100 de malt, ensemencée depuis 17 jours à la température du laboratoire.

M 2 G-0,25 : *idem* mais 0,25 × 10^6 spores par ml.

M 2 G-1,25 : *idem* mais 1,25 × 10^6 spores par ml.

c) *L'inoculation.*

En plus des variantes déjà citées, nous avons voulu comparer, l'effet sur l'infection de la finesse des gouttes pulvérisées sur les plantes au moment de l'inoculation.

[1] P. D. A. : Pomme de terre glucosée. Voir « Les techniques de mycologie en pathologie végétale » par P. RAPILLY, *Ann. Epiphyties*, **19**, n° hors-série, 107 p., 1968.

Le 17 novembre 1972 les inocula ont été appliqués à raison de 50 ml pour 20 jeunes luzernes :

— soit en grosses gouttes, en secouant au-dessus des plantes un écouvillon préalablement trempé dans la suspension de spores ;

— soit en gouttes très fines, en pulvérisant cette suspension sur le feuillage au moyen d'un pistolet à peinture électrique.

Ensuite, chaque caissette est immédiatement recouverte pendant 72 heures par un sac de polyéthylène transparent pour conserver l'eau libre nécessaire à la pénétration du parasite dans la plante.

De l'inoculation à la notation les jeunes luzernes se trouvent dans une chambre de culture réglée à 17 000 lux, 16 heures de jour, 22-24°C et à une humidité relative variant de 70 p. 100 à 90 p. 100.

d) *Notations.*

Le 28 novembre (soit 11 jours après la contamination) et le 7 décembre (soit 20 jours après la contamination), chaque plante a été notée suivant l'échelle suivante :

1 : plante sans symptômes ;
2 : plante avec faibles symptômes (points ou stries nécrotiques sur les tiges) ;
3 : plante avec symptômes nets (nécroses bien développées sur les tiges) ;
4 : plante morte, dont les tiges sont entièrement recouvertes par les fructifications du parasite.

e) *L'exploitation des données.*

Les moyennes des notes ont été analysées par le test de F. D'autre part, les distributions des classes de plantes correspondant à chacune des variantes introduites ont été comparées par le test du χ^2.

B. — *Résultats et discussion*

Les infections sont tellement fortes que les actions des variantes introduites (âge de la plante, finesse de la pulvérisation, substrat produisant les spores et concentrations en spores) ne sont pas décelées par le test de F. Mais en analysant par le test de χ^2 les distributions des classes de plantes inoculées, nous pouvons dire :

a) *Que la durée d'incubation de la maladie à 24°C sur la variété « Saranac » est voisine de 11 jours* (tabl. 1).

Il n'y a pas de différence significative au seuil de 5 p. 100 entre les notations faites 11 jours et 20 jours après l'inoculation. (Les χ^2 sont respectivement égaux à 2,26 et à 0,05 pour un degré de liberté).

TABLEAU I

Durée d'incubation de la maladie et effet de l'âge des plantes sur l'infection

Nombre de jours après l'inoculation	Luzernes inoculées à l'âge de 17 jours		Luzernes inoculées à l'âge de 30 jours	
	Nombre de plantes sans symptômes (note 1)	Nombre de plantes malades (notes 2 + 3 + 4)	Nombre de plantes sans symptômes (note 1)	Nombre de plantes malades (notes 2 + 3 + 4)
11	67	1 533	11	1 589
20	51	1 549	10	1 590

b) *Que l'infection est significativement plus grande* (test χ^2 au seuil de 1 p. 100) *sur les plantes âgées de 30 jours au moment de l'inoculation que sur celles âgées de 17 jours, quelle que soit la date de notation.*

Les χ^2 sont égaux à :

— 173,80 pour 4 degrés de liberté correspondant aux distributions de plantes, de deux âges différents, notées 11 jours après l'inoculation ;

— 68,39 pour deux degré de liberté pour les mêmes luzernes, notés 20 jours après l'inoculation.

Ce résultat (tabl. 1) paraît être en contradiction avec celui des chercheurs américains. Or ces derniers repiquent les graines germées suivant l'écartement de 2 cm × 2 cm alors que nous utilisons celui de 3,7 cm × 6 cm. On peut penser qu'ils obtiennent dès deux semaines, la densité optimale de feuillage assurant la rétention de l'humidité nécessaire à la meilleure contamination alors que notre écartement ne le permet que lorsque les plantes sont âgées de un mois. En outre il est possible que les chambres de cultures américaines permettent d'obtenir une hygrométrie plus élevée et plus constante que les nôtres.

c) *Que l'infection est plus forte lorsque l'inoculum est finement pulvérisé* (tabl. 2).

Quelle que soit la date de notation le test du χ^2 indique une différence significative au seuil de 1 p. 100 entre les plantes contaminées au pistolet à peinture et avec l'écouvillon.

TABLEAU 2

Effet sur l'infection de la finesse de pulvérisation de l'inoculum

Nombre de jours après l'inoculation	Mode de pulvérisation de l'inoculum sur les plantes			
	en grosses gouttes (écouvillon)		en fines gouttelettes (pistolet électrique)	
	Nombre de plantes sans symptômes (note 1)	Nombre de plantes malades (notes 2 + 3 + 4)	Nombre de plantes sans symptômes (note 1)	Nombre de plantes malades (notes 2 + 3 + 4)
11	45	1 155	13	1 187
20	38	1 162	10	1 180

Pour ces deux distributions les χ^2 sont égaux à :

— 89,74 pour quatre degrés de liberté lors de la comparaison des notations faites 11 jours après l'inoculation ;

— 39,20 pour cinq degrés de liberté pour celle correspondant à 20 jours après l'inoculation.

En outre l'infection faite avec le pistolet donne un plus grand nombre de plantes malades.

d) *Que 11 jours après l'inoculation les effets de la variation des concentrations de spores sont discernables par le test du χ^2.*

Ainsi (tabl. 3) :

— quel que soit le milieu PDA ou malt gélosé, il n'y a aucune différence dans les infections réalisées avec les concentrations de $0{,}25 \times 10^6$, $1{,}25 \times 10^6$, et 5×10^6 spores par ml.

Le χ^2 correspondant à ces trois distributions est égal à 0,05 pour deux degrés de liberté, lorsque la comparaison porte sur les plantes inoculées à l'âge de 30 jours. Pour les luzernes inoculées à l'âge de 17 jours le χ^2 correspondant aux trois concentrations de spores est de 1,21 pour quatre degrés de liberté.

TABLEAU 3

Effet sur l'infection des substrats de culture du champignon et des concentrations en spores

(notation 11 jours après l'inoculation)

<table>
<tr><th colspan="3">Variantes</th><th colspan="3">Classes de plantes</th></tr>
<tr><th>Age de la plante le jour de la contamination artificielle</th><th>Substrat (1) produisant les spores</th><th>Concentrations en spores en millions/ml</th><th>Nombre de Luzernes pas ou peu attaquées (notes 1 + 2)</th><th>Nombre de Luzernes fortement attaquées (note 3)</th><th>Nombre de Luzernes mortes (note 4)</th></tr>
<tr><td rowspan="5">17 jours</td><td rowspan="3">M 2 G</td><td>0,05</td><td>13</td><td>77</td><td>110</td></tr>
<tr><td>0,25</td><td>5</td><td>47</td><td>148</td></tr>
<tr><td>1,25</td><td>10</td><td>52</td><td>138</td></tr>
<tr><td>PDA</td><td>5</td><td>7</td><td>52</td><td>141</td></tr>
<tr><td>H</td><td>6</td><td>28</td><td>72</td><td>100</td></tr>
<tr><td rowspan="5">30 jours</td><td rowspan="3">M 2 G</td><td>0,05</td><td colspan="2">142</td><td>58</td></tr>
<tr><td>0,25</td><td colspan="2">105</td><td>95</td></tr>
<tr><td>1,25</td><td colspan="2">104</td><td>96</td></tr>
<tr><td>PDA</td><td>5</td><td colspan="2">107</td><td>93</td></tr>
<tr><td>H</td><td>6</td><td colspan="2">113</td><td>87</td></tr>
</table>

(1) M 2 G, PDA, H ; voir au paragraphe II, la composition des substrats de culture du champignon.

— par comparaison avec ces trois inocula :

• la concentration de 0,05 × 10^6 spores par ml donne une infection significativement plus faible au seuil de 1 p. 100 quelque soit l'âge des plantes (17 jours ou 30 jours) au moment de l'inoculation. Pour les premières les χ^2 correspondant sont égaux pour trois degrés de liberté à 16,63 ; 8,44 et 10,54. Les mêmes comparaisons portant sur les plantes âgées de 30 jours ont des χ^2 égaux pour deux degrés de liberté à : 14,60 ; 15,37 et 13,12.

• de même le milieu utilisant les feuilles de Haricot (H 6) et correspondant à 6 × 10^6 spores par ml donne une infection non significativement plus faible au seuil de 5 p. 100 pour les plantes âgées de 30 jours au moment de l'inoculation et significativement plus faible au seuil de 1 p. 100 pour les plantes âgées de 17 jours.

Dans le premier cas les χ^2 sont égaux pour un degré de liberté à 0,65 ; 0,82 et 0,36.

Dans le dernier cas les χ^2 sont égaux pour deux degrés de liberté à 32,32 ; 18,21 et 23,74.

e) *Que 20 jours après la contamination les effets des variations de la concentration en spores ne sont pas décelés* (tabl. 4).

Le test du χ^2 comparant les distributions des notes correspondant aux contaminations avec le pistolet sur les plantes âgées de 17 jours et de 30 jours avec les différentes concentrations de spores est non significatif au seuil de 5 p. 100. Dans les premiers cas pour huit degrés de liberté le χ^2 est de 14,03 ; dans le second cas, pour quatre degrés de liberté il est de 1,98.

TABLEAU 4

Effet sur l'infection des substrats de culture du champignon et des concentrations en spores

(notation 20 jours après l'inoculation)

Variantes			Classes de plantes		
Age des plantes le jour de la contamination	Substrat ([1]) produisant les spores	Concentrations en spores en millions/ml	Nombre de luzernes pas ou peu attaquées (notes 1 + 2)	Nbre de plantes fortement attaquées (note 3)	Nbre de plantes mortes (note 4)
17 jours	M 2 G	0,05	8	8	183
		0,25	7	8	185
		1,25	12	6	182
	PDA	5	8	5	187
	H	6	18	14	168
30 jours	M 2 G	0,05	8		192
		0,25	8		192
		1,25	7		193
	PDA	5	7		193
	H	6	12		188

([1]) M 2 G, PDA, H ; voir au paragraphe II, la composition des substrats de culture de champignon.

C. — *Conclusion*

Une bonne méthode d'inoculation artificielle de la Luzerne par *C. trifolii* consiste donc à pulvériser finement sur le feuillage de plantes âgées de un mois, semées à écartement de 3,6 × 6 cm, une suspension de spores de concentration approximative 10^6 par ml, obtenue à partir d'une culture du champignon sur PDA ou malt gélosé à 1 p. 100 de malt. Les plantes sont recouvertes de polyéthylène transparent pendant 72 heures, et sont maintenues à une température moyenne de 24°C. La notation peut se faire à partir du onzième jour après la pulvérisation.

II. — ÉTUDE DE 19 POPULATIONS DE LUZERNES POUR LEUR COMPORTEMENT ENVERS LE *COLLETOTRICHUM TRIFOLII*

Nous avons voulu savoir si une telle méthode d'inoculation permettrait de discriminer aussi bien qu'aux U. S. A. une gamme de variétés de sensibilité différente au parasite.

A. — *Matériel et méthodes*

a) *La plante et le conditionnement de l'essai.*

Dans des caissettes semblables à celles précédemment décrites des graines germées de 19 cultivars de Luzerne ont été repiquées le 5 décembre 1972, de façon à obtenir 20 plantes par caissette. Chaque plante occupe une surface égale à 3,7 × 6 cm. L'essai fut installé dans une chambre de culture réglée à 17 000 lux, 16 heures de jours, 24°C (± 2°) et 80 p. 100 d'humidité relative (± 10 p. 100).

b) *L'inoculum.*

Des boîtes de Roux, contenant du milieu PDA sont ensemencées le 20 décembre avec une suspension de spores dans l'eau stérile provenant de la souche déjà mentionnée de *Colletotrichum trifolii*.

Après quinze jours à la température du laboratoire la sporulation est abondante. Une suspension contenant 10^6 spores par ml est obtenue par lavage de la surface de la culture avec de l'eau permutée.

c) *L'inoculation.*

Trois jours avant l'inoculation, la surface des caissettes de culture de Luzerne a été recouverte d'une couche d'un centimètre de vermiculite, pour mieux entretenir l'humidité à la base du végétal.

Le 4 janvier 1973 l'inoculum est pulvérisé avec un pistolet à peinture sur le feuillage des plantes, qui sont recouvertes immédiatement et pendant 72 heures d'un sac de polyéthylène transparent. Ce temps écoulé, les sacs sont ôtés.

d) *Les notations.*

Chaque plante a été notée individuellement suivant l'échelle suivante qui nous paraît mieux graduer la réaction de la plante au parasite plutôt que le système de notation utilisé précédemment pour le choix d'une méthode d'inoculation artificielle (1-2-D).

1. Pas de symptôme discernable.
2. Petits points aux stries nécrotiques sur la tige.
3. Nécroses larges avec des fructifications sur la tige.
4. Nécroses suffisamment coalescentes pour faire flétrir une tige.
5. Toutes les tiges flétries ou la plante morte.

Les notations ont été faites le 19 janvier 1973 et le 2 février 1973 soit 15 jours et 29 jours après la contamination.

Les résultats concordant à ces deux moments, nous ne donnerons que ceux correspondant à la dernière notation.

e) *Dispositif d'essai.*

Vingt traitements (19 cultivars et un témoin sensible non inoculé (la variété « Saranac ») sont répétées 5 fois en bloc. La parcelle élémentaire comprend 40 plantes (2 caissettes).

f) *Exploitation des données.*

Les moyennes des notes ou les pourcentages de plantes résistantes (après la transformation arc sin $\sqrt{x}$), sont analysés par le test de F puis classés à l'aide du test de Duncan.

B. — *Les résultats et discussion*

Aussi bien dans le cas des moyennes de notes que dans celui des pourcentages transformés de plantes résistantes, le test de F indique :

— un effet très significatif au seuil de 1 p. 100 de la sélection pour la résistance aux populations, de *Colletotrichum trifolii*, originaires des U. S. A. Donc le parasite français utilisé, a un pouvoir pathogène voisin de la moyenne des isolements de ce pays d'Amérique du Nord.

TABLEAU 5

Comportement de 19 cultivars de Luzerne suivant leur résistance à Colletotrichum trifolii

Cultivars de Luzerne (200 plantes)		Possibilités de tri	Intensité de l'infection
Nom	Origine	Pourcentage de plantes sans symptômes	Moyennes des notes
« Beltsville » 3 An[4]	U. S. A. Beltsville (Maryland) (S) (1)	$88,5^{a}$ (3)	$1,27^{a}$ (3)
« M. S. A. - CW_3 » An[3]	*id.* (S)	$84,0^{a}$	$1,39^{ab}$
« M. S. B. - $C.W_5$ » An[3]	*id.* (S)	$76,5^{bc}$	$1,55^{bc}$
« Beltsville 71 » F. S. 4066 8	*id.* (S)	$76,5^{bc}$	$1,64^{c}$
« Beltsville » 1 An[4]	*id.* (S)	$70,5^{c}$	$1,75^{c}$
« Beltsville » 2 An[4]	*id.* (S)	$49,5^{d}$	$2,32^{d}$
Moyenne des cultivars sélectionnés (S)		74,3	1,65
« Vertus »	Suède (Weibull)(NS) (2)	$13,0^{a}$ (3)	$4,32^{a}$ (3)
« Team »	U. S. A. (NS)	$10,0^{ab}$	$4,42^{ab}$
« Moapa »	U. S. A. (Reno) (NS)	$4,5^{bc}$	$4,63^{bc}$
« Europe »	France (Desprez) (NS)	$2,5^{cd}$	$4,68^{cd}$
« Maris Phoenix »	G. B. (Cambridge) (NS)	$1,5^{cd}$	$4,82^{cde}$
« Du Puits »	France (Tourneur) (NS)	$1,5^{cd}$	$4,79^{cde}$
« Vernal »	U. S. A. (NS)	$1,5^{cd}$	$4,81^{cde}$
« Luciole »	France (I. N. R. A.) (NS)	$1,5^{cd}$	$4,85^{cde}$
« Saranac »	U. S. A. (NS)	$2,0^{cd}$	$4,88^{cde}$
« Maris Kabul »	G. B. (Cambridge) (NS)	$1,0^{cd}$	$4,91^{de}$
« Verneuil »	France (U.C.O.P.A.C.) (NS)	$0,5^{d}$	$4,93^{de}$
« Glacier »	France (Tourneur) (NS)	$0,0^{d}$	$4,91^{de}$
« Sabilt »	G. B. (Aberystwyth) (NS)	$0,0^{d}$	$4,96^{e}$
Moyenne des cultivars non sélectionnés (NS)		3,0	4,76
Coefficient de variation		24,30	4,74

(1) Le symbole (S) indique que les cultivars de Luzerne ont été sélectionnés pour la résistance à des populations de *Colletotrichum trifolii*, originaires des U. S. A.

(2) Le symbole (NS) indique une absence de sélection contre le parasite.

(3) Les cultivars de Luzerne sont classés, pour leur résistance, a une population de *Colletotrichum trifolii* d'origine française, à l'aide du test de Duncan. Lorsque les chiffres d'une portion de colonne sont suivis par la même lettre, il n'y a pas de différence significative au seuil de 5 p. 100 entre les cultivars. Les lettres sont différentes dans le cas contraire.

— un effet très significatif au seuil de 1 p. 100 des cultivars de Luzerne à l'intérieur des groupes sélectionnés ou non. Il existe donc à l'intérieur de chaque groupe de cultivar, sélectionné ou non, des différences de comportement au parasite.

— un effet très significatif au seuil de 1 p. 100, de la sélection par rapport à l'effet dû aux variations de la résistance des cultivars à l'intérieur de chaque groupe, sélectionné ou non. Donc les variations de comportement des cultivars à l'intérieur de chaque groupe sont négligeables par rapport à la variation apportée par la sélection.

Le test de Duncan réalisé avec la variance résiduelle classe à l'intérieur de chaque groupe (sélectionné ou non), les cultivars de Luzerne (tabl. 5).

Nos résultats sont presque identiques à ceux obtenus par DEVINE.

La seule différence est que, pour cet auteur, le cultivar « Beltsville 3 An^4 » a une plus faible fréquence de plantes résistantes que « Beltsville 2 An^4 », alors que pour nous « Beltsville 3 An^4 » surclasse largement « Beltsville 2 An^4 ».

III. — CONCLUSIONS

La méthode d'inoculation retenue permet de discriminer efficacement les cultivars de Luzerne quant à leur sensibilité à l'Anthracnose, malgré des conditions techniques différentes de celles des U. S. A.

L'avantage apporté par la précocité de mise à graines des luzernes installées à grand écartement est compensé par une perte de surface utile. La méthode pourrait donc être améliorée en utilisant une densité plus forte de plantes, pour inoculer comme en Amérique du Nord, des luzernes à un stade plus jeune. En outre, les effets de la concentration en spores sur l'infection doivent être estimés en utilisant des cultivars de Luzerne plus résistants.

Le fait que les géniteurs obtenus par les chercheurs de Beltsville soient bien plus résistants que les variétés européennes, souligne l'intérêt de la sélection pour améliorer et régulariser le rendement de la Luzerne et démontre la possibilité de sélectionner des variétés adaptées aux conditions françaises.

Le pouvoir pathogène, du champignon d'origine géographique française utilisé dans notre essai, ne diffère pas sensiblement en moyenne de ceux originaires des U. S. A.

Toutefois il existe pour deux cultivars de Luzerne une inversion de classement par rapport aux résultats de DEVINE. Cette inversion pourrait être induite par une population de *Colletotrichum trifolii* de virulence différente. Il n'est donc pas impossible que la résistance soit horizontale, ou à la fois verticale et horizontale. Ces hypothèses seraient dans le sens de celle de OSTAZESKI *et al.*, 1969. Ces auteurs pensent que la résistance est déterminée par un petit nombre de gènes et peut-être par un seul gène avec dominance incomplète.

Nos essais en cours, en 1973, illustrent bien ce point de vue puisque après un seul cycle de sélection massale intrafamiliale, nous avons obtenu une augmentation pour la variété « Vertus » de plantes résistantes de 15 p. 100 à 78 p. 100.

Par conséquent une étude approfondie du pouvoir pathogène du parasite s'impose pour assurer l'efficacité de la sélection.

Reçu pour publication en juillet 1973.

REMERCIEMENTS

Nous remercions beaucoup Thomas E. DEVINE et Clarence H. HANSON (Beltsville, U. S. A.) pour leur fourniture de semences de *Medicago sativa* sélectionnées pour la résistance à l'Anthracnose.

SUMMARY

ARTIFICIAL INOCULATION OF LUCERNE (ALFALFA) WITH *COLLETOTRICHUM TRIFOLII* BAIN AND ESSARY. RANKING OF 19 LUCERNE CULTIVARS ACCORDING TO THEIR RESISTANCE TO THE PARASITE

Anthracnose is widespread in France wherever Alfalfa is grown. The epidemic breaks out after June and can last until november. It is enhauced by those factors that increase or keep a high humidity in the field.

The method for artificially inoculating Lucerne (Alfalfa) with *Colletotrichum trifolii* BAIN and ESSARY that has been devised by American workers, has been adapted successfully and used in facilities available to our plant breeders.

We have shown that very fine spray droplets of a spore suspension and a high leaf-density of the plant are favourable conditions for successful infection of the host plant by the parasite. Of the 19 Lucerne cultivars compared for their resistance to the parasite, we have established that the American populations greatly outclass those from Europe. It would appear that there is a need to study the ability of pathogenic variability in order to secure efficiency of selection.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BEAN G. A., WILCOXON R. D., 1961. Development of spring black stem of Alfalfa and red clover. *Crop Sci.*, **1**, 233-235.

BARNES D. K. *et al.*, 1969. Effect of Anthracnose (*Colletotrichum trifolii*) infection on yield, stand and vigor of Alfalfa. *Crop Sci.*, **9**, 3, 344-346.

CAMPBELL T. A. *et al.*, 1969. Dry inoculum for inoculating Alfalfa with *Colletotrichum trifolii*. *Crop Sci.*, **9**, 6, 845-846.

COURTILLOT M., 1961. Les maladies des légumineuses fourragères, *Prod. agric. fr.*, nº 44, mars, 15 p.

DEMARLY Y., 1957. Principaux aspects de la sélection des luzernes à la Station centrale d'Amélioration des Plantes à Versailles. *Ann. Amélior. plantes*, **7**, 3, 273-286.

DEVINE T. E., *et al.*, 1971. Selection for resistance to Anthracnose (*Colletotrichum trifolii*) in four Alfalfa populations. *Crop Sci.*, **11**, 6, 854-855.

DEVINE T. E., SCHELLINGER J. A., HANSON C. H., 1972. Improving persistance with resistance to Anthracnose. *Report on the Twenty Third Alfalfa Improvement Conference, Agricultural Research Center*, Beltsville (Maryland).

DRBALT J., 1964. (The problem of the incidence and importance of mycosis in Lucerne seed crops) (Tch.). *Rostl. Vyroba*, **10**, 343-352, 6 tables.

GRAHAM J. H., KREITLOW K. X., FAULKNER L. R., 1972. Diseases of Alfalfa. in *Alfalfa Science and Technology*, chapter 25. Monograph 15 American Society of Agronomy 577 South Sego-road Madison Wiss 53711, p. 497-526.

I. T. C. F., 1965. Nature, fréquence et gravité des différents parasites des plantes fourragères, Brochure I. T. C. F., 73 p.

LAVIOLA C., 1964. Osservazioni sull Antranosi dell'erba medica (*Medicago sativa* L. in Puglia). *Ann. Fac. Agr. Univ. Bari.*, **17**, 357-345.

LOPEZ-MATOS, 1962. Studies on certain species of *Colletotrichum* on *Medicago sativa, Trifolium Pratense* and *Lotus corniculatus* in New York state. *Diss, Abstr.* **22**, 9, 2394-2395.

MALOY O. C., 1968. Alfalfa Anthracnose in Washington *Colletotrichum trifolii*. *Plant. Dis. Rept.* **52**, 12, 983.

MASSENOT M., RAYNAL G., 1972. Les maladies des légumineuses fourragères. I. Les Anthracnoses provoquées par les Mélanconiales 18 p. *Ann. Phytopath.* **5**, 1, 83-100.

MIEHLE B. R., LUKEZIC F. L., 1972. Studies on conidial germination and appressorium formation by *Colletotrichum trifolii* BAIN et ESSARY. *Canad. J. Microbiol.*, **18**, 8, 1263-1269.

OSTAZESKY S. A., *et al.*, 1969. Laboratory selection of Alfalfa for resistance to Anthracnose, *Colletotrichum trifolii*. *Crop Sci.*, **9**, 3, 351-354.

PFITZENMEYER C., 1963. *La Luzerne, culture et fertilisation*. Éditions Seda, 15 rue du Louvre, Paris 1er, 251 p.

ROBERTS D. A. *et al.*, 1959. *Colletotrichum* Anthracnose of Alfalfa in New York. *Plant Dis. Rept.*, **43**, 352.

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (4), 381-386.

NOTE TECHNIQUE

APPLICATION DE TECHNIQUES NOUVELLES A L'OBSERVATION DES CHROMOSOMES CHEZ LES GENRES *MALUS* ET *PYRUS*

Y. LESPINASSE et G. SALESSES*

Station d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches, I. N. R. A.,
Le Bois l'Abbé, Beaucouzé, 49000 Angers

* *Station d'Arboriculture fruitière,*
Centre de Recherches de Bordeaux, I. N. R. A.,
Villenave d'Ornon, 33140 Pont de la Maye

RÉSUMÉ

Chez les arbres fruitiers à pépins, l'examen des chromosomes est difficile ; en effet, ceux-ci sont de très petite taille et le cytoplasme est très dense.

Les techniques mises au point pour les arbres fruitiers à noyau (SALESSES, 1967, 1970) ont été appliquées au Pommier et au Poirier. Elles conviennent bien pour l'examen des mitoses et des méioses.

I. — INTRODUCTION

L'examen des chromosomes des arbres fruitiers à pépins a toujours posé aux chercheurs des problèmes pratiques difficiles. Ceux-ci sont de petite taille et les préparations obtenues sont peu contrastées du fait de la densité du cytoplasme.

Jusqu'à ces dernières années, les examens portaient soit sur des écrasements dans la nigrosine ou dans l'orcéine, soit sur des coupes faites après inclusion, soit encore sur des préparations microscopiques obtenues après application de la méthode de THOMAS (citée par A. GAGNIEU 1949). Ces techniques donnent en général des résultats peu satisfaisants : les dénombrements ne peuvent être effectués avec précision et l'analyse des associations chromosomiques en méiose est pratiquement impossible.

Nous avons donc essayé d'appliquer au Pommier et au Poirier les techniques récemment mises au point sur les arbres fruitiers à noyau (SALESSES, 1967, 1970).

II. — OBSERVATION DES MITOSES

L'observation des mitoses a été réalisée dans les cellules des méristèmes primaires de racines :

— chez le Pommier, ces observations ont été effectuées sur les racines de jeunes semis (fig. 1) ;

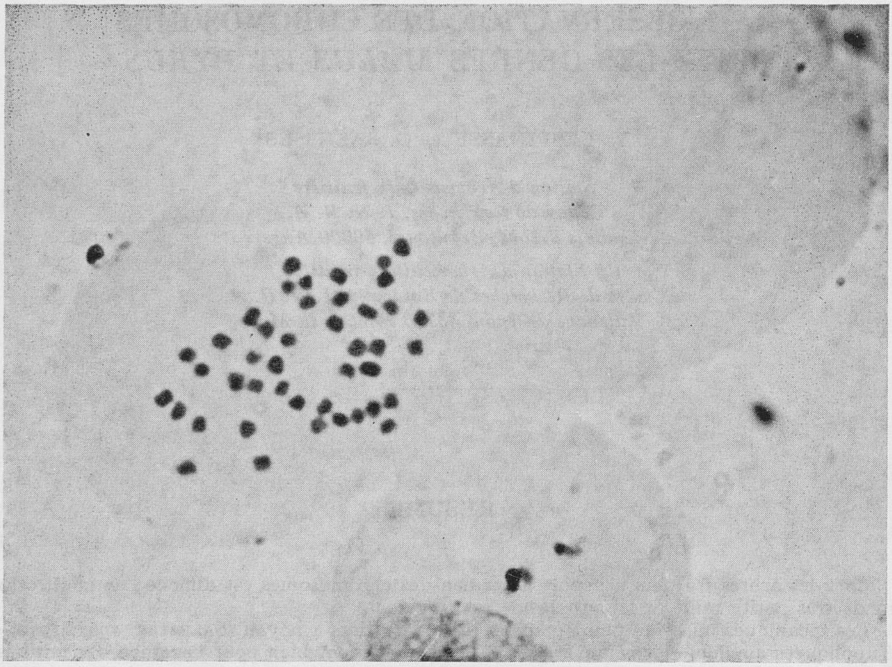


FIG. 1. — *Malus pumila.* × = 17
Individu aneuploïde : $2n = 43$ (× 2 800)

— chez le Poirier, les racines ont été prélevées sur des boutures herbacées de rameaux d'un mutant naturel de la variété « Docteur Jules Guyot », remarqué pour la grosseur de ses fruits. D'après l'hypothèse des couches histogénétiques de DERMEN, c'est la couche L III qui contribue à la formation des racines. L'objectif était de contrôler le niveau de ploïdie des cellules de cette couche qui s'est révélée être tétraploïde (fig. 2).

Par rapport à la technique utilisée chez les arbres fruitiers à noyau, nous avons légèrement modifié la macération.

Les différentes phases sont décrites ci-dessous :

A. — *Prétraitement*

Après leur prélèvement, les extrémités des racines sont placées dans une solution aqueuse saturée d'α-monobromonaphtalène durant 2 heures 30 au réfrigérateur (environ + 5°C).

B. — *Fixation*

Après un rinçage soigneux à l'eau distillée, les racines sont plongées dans l'alcool acétique (3 : 1) durant 20 heures au réfrigérateur (environ + 5°C). Le matériel ainsi fixé peut se conserver plusieurs mois dans le même mélange.

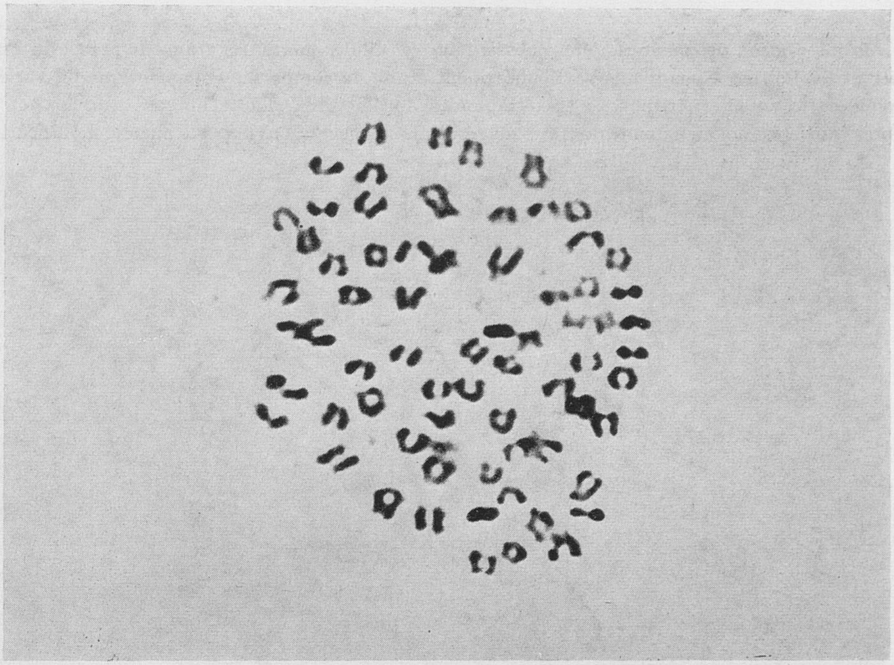


FIG. 2. — *Pyrus communis.* × = 17
Mutant de la variété « Dr Jules Guyot ». Dénombrement de la L III (2n = 68)
Pseudoanaphase (× 2 800)

C. — *Coloration*

Après un rinçage rapide dans l'acide chlorhydrique N, on procède à une hydrolyse à froid durant 30 minutes (température du laboratoire) dans l'acide chlorhydrique 5 N ; les échantillons sont transférés ensuite dans le réactif de Schiff où ils doivent séjourner pendant 4 à 5 heures à la température ambiante.

Remarque : L'hydrolyse à froid, pour des résultats au moins équivalents, a l'avantage d'être plus facile d'emploi que l'hydrolyse classique de 15 minutes dans l'acide chlorhydrique N, à 60°C.

D. — *Macération*

L'écrasement réalisé directement après coloration dans une goutte d'acide acétique à 45 p. 100, donne un mauvais étalement des cellules et une coloration des chromosomes peu satisfaisante. La densité du cytoplasme semble en être la cause. Une macération dans une solution aqueuse de pectinase (pectinol 59 L — Rohm et Haas — utilisé en solution à 15 p. 100) réalisée après coloration, pendant 45 minutes, à la température du laboratoire, a permis d'obtenir de bien meilleurs résultats.

Remarque : Pour les arbres fruitiers à noyau, la solution de pectinase utilisée est beaucoup moins concentrée (solution à 1 pour 100) ; le temps d'action se situe entre 1 heure et 1 heure 30.

III. — OBSERVATION DES MÉIOSES

L'observation des méioses a été réalisée dans les cellules-mères des grains de pollen du Pommier et du Poirier. Nous avons particulièrement étudié le comportement méiotique de variétés diploïdes (fig. 3 et 4), triploïdes et tétraploïdes du Pommier. La technique utilisée chez les arbres fruitiers à noyau a donné de très bons résultats ; nous n'avons apporté aucune modification.

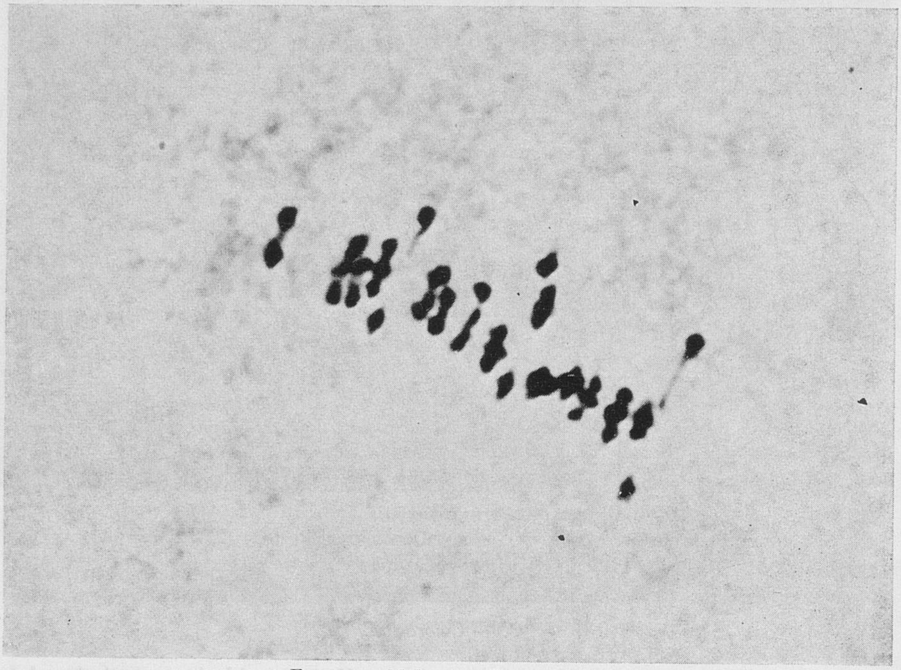


FIG. 3. — *Malus pumila.* × = 17
Variété diploïde (2*n* = 34) « Winesap », métaphase réductionnelle (× 2 800)

Les différentes phases de cette technique, appliquée sur boutons floraux récoltés au stade phénologique C 1 (stades repères de FLECKINGER), sont exposées ci-dessous :

A. — *Fixation*

On procède à une double fixation dans le mélange de Carnoy (alcool absolu-chloroforme-acide acétique pur 6 : 3 : 1).

— Dans un premier temps, à froid, les boutons floraux sont placés dans le fixateur additionné de traces de perchlorure de fer (couleur jaune paille du produit final), durant 24 heures à la température du laboratoire.

— Dans un deuxième temps, à chaud, les boutons floraux sont traités dans le Carnoy sans fer durant 5 minutes à 65°C.

Remarques :

1. Un séjour prolongé dans le Carnoy ferrique (7 jours) donne de mauvais résultats : rigidité du matériel, mauvais étalement des cellules et surcoloration du cytoplasme.

2. La simple fixation dans le Carnoy ferrique durant 24 heures à la température du laboratoire donne aussi d'assez bons résultats mais l'étalement des cellules reste difficile.



FIG. 4. — *Malus pumila.* $\times = 17$
Variété diploïde ($2n = 34$) « Winesap », métaphase réductionnelle ($\times$ 2 800)

B. — *Coloration*

Les boutons floraux subissent une coloration prolongée dans le carmin acétique à 1 p. 100 préparé selon Belling. Ils peuvent s'y conserver au réfrigérateur (environ + 5ºC), sans altération, pendant plusieurs mois.

Reçu pour publication en août 1973.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Mme Cauderon et M. Dumas de Vaulx d'avoir bien voulu être lecteurs de cette note.

SUMMARY

APPLICATION OF NEW TECHNIQUES TO OBSERVE CHROMOSOMES IN *MALUS* AND *PYRUS*

The cytological studies in *Malus* and *Pyrus* are difficult because of the very samll size of chromosomes and the density of cytoplasm.

In *Prunus*, the squash techniques have been greatly improved by G. SALESSES. These techniques, suitable to *Malus* and *Pyrus*, give good results.

As to observe mitosis chromosomes, the technique is based on a cold hydrolysis in HCl (5 N) in order to obtain a good staining with SCHIFF's reactive. Then, a maceration in a pectinase aqueous solution promotes an easy squash.

As to observe meiosis behaviour, the technique is based on double fixation with Carnoy's solution at room temperature and next at high temperature (65°C), and followed by a long staining in aceto-carmine prepared according to Belling.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CAUDERON Y., 1958 Étude cytogénétique des Agropyrum français et de leurs hybrides avec les Blés. (Matériel et méthodes.) *Ann. Amélior. Plantes*, **8**, 412-420.

DERMEN H., 1947. Histogenesis of some bud sports and variegations. *Proc. Amer. Soc. hort. Sci.*, **50**, 51-73.

FLECKINGER J., 1964. in GRISVARD P. et CHAUDUN V. *Le Bon Jardinier*. Tome premier, deuxième partie, chap. 10, Phénologie, 362-372. 152e édition, La Maison Rustique. Paris.

GAGNIEU A., 1949. *L'observation des chromosomes*, 66 pages, S. E. D. E. S., Paris.

RUDENKO I. S., DUDUKAL G. D., 1972. Méthode simple et rapide pour effectuer des préparations temporaires pour les recherches cytologiques chez les arbres fruitiers (en russe). *Tsitol. Génét.*, **6**, 3, 266-268.

SALESSES G., 1967. Mise au point d'une méthode de comptage des chromosomes chez les arbres fruitiers à noyau. *Ann. Amélior. Plantes*, **17** (2), 207-210.

SALESSES G., 1970. Études cytologiques chez les *Prunus*. I. Espèces de la section *Euprunus*. *Ann. Amélior. Plantes*, **20**, (4), 469-483.

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (4), 387-389.

INFORMATIONS

INSTITUT PASTEUR, PARIS
ENSEIGNEMENTS 1974-1975

Ces enseignements sont du niveau post-universitaire. Ils sont destinés aux diplômés des Facultés des Sciences, de Médecine, de Pharmacie et aux anciens élèves des grandes Écoles. Toutefois, des étudiants en fin de scolarité pourraient être également admis dans la mesure des places disponibles.

I. — ENSEIGNEMENTS GÉNÉRAUX

COURS DE MICROBIOLOGIE GÉNÉRALE

Méthodologie — Anatomie fonctionnelle des bactéries — Physiologie microbienne — Fonction du gène et mutations — Échanges génétiques — Bactériophages — Régulation des biosynthèses.

Structure et physiologie des cellules eucaryotes — Anatomie structurale et biochimique des virus — Réplication des virus à ARN et à ADN — Génétique des virus — Virus oncogènes.

Plein temps, sauf le samedi après-midi, de fin septembre à fin février.

COURS DE MICROBIOLOGIE SYSTÉMATIQUE

Généralités — Techniques bactériologiques — Étude des divers groupes de bactéries d'intérêt médical.

Généralités — Techniques virologiques — Étude des divers groupes de virus d'intérêt médical.

Plein temps, sauf le samedi après-midi, de début septembre à début mars.

COURS D'IMMUNOLOGIE APPROFONDIE

Les techniques immunologiques — Les Immunoglobulines — Immunologie cellulaire.

Plein temps, sauf le samedi, de mars à juillet.

COURS D'IMMUNOLOGIE GÉNÉRALE

Méthodes de l'Immunologie — Antigènes, anticorps, réactions antigènes-anticorps — Immunochimie — Éléments d'Immunologie cellulaire.

Plein temps, sauf le samedi, de mars à juin.

II. — ENSEIGNEMENTS SPÉCIALISÉS

COURS DE MICROBIOLOGIE DU SOL

Bactéries responsables des cycles biologiques du carbone, de l'azote et des principaux éléments minéraux — Population du sol — Interactions des micro-organismes entre eux et avec les plantes — Facteurs édaphiques et climatiques — Humus et humification.

Plein temps, sauf le samedi après-midi (septembre : 4 semaines).

COURS D'IMMUNOLOGIE DES INFECTIONS BACTÉRIENNES ET VIRALES

Phénomènes immunitaires dans les infections bactériennes et virales — Modèles d'applications au diagnostic — Pathologie de l'immunité anti-infectieuse.

Plein temps, sauf le samedi, de mi-juin à mi-juillet.

COURS DE MYCOLOGIE MÉDICALE

Champignons pathogènes pour l'homme et les animaux : Morphologie, Physiologie, Biochimie, Écologie. Mycoses : Clinique, Diagnostic biologique, Histopathologie, Immunologie, Antifongiques.

Tous les après-midi, sauf le samedi et le matin deux fois par semaine (fin septembre à fin octobre).

COURS D'IMMUNO-HÉMATOLOGIE ET D'IMMUNO-PATHOLOGIE MÉDICALES

Immuno-hématologie (érythrocytaires, leucocytaires et sériques) — Immuno-pathologie des affections thyroïdiennes, gastriques, musculaires, rénales, hépatiques et des collagénoses.

Plein temps, sauf le samedi après-midi (juillet : 4 semaines).

COURS D'INITIATION A LA RECHERCHE EN ÉPIDÉMIOLOGIE DES MALADIES TRANSMISSIBLES

Disciplines biologiques — Disciplines écologiques — Disciplines expérimentales — Disciplines mathématiques : statistique, informatique, biomathématique.

Tous les après-midi, sauf le samedi (février-mars : 7 semaines).

III. — ENSEIGNEMENTS MÉTHODOLOGIQUES

COURS DE CULTURES CELLULAIRES APPLIQUÉES A LA VIROLOGIE

Méthodes de cultures cellulaires appliquées à l'étude des virus — Différents types de cultures cellulaires (cellules primaires, de lignée continue, etc.) — Isolement des virus — Différentes méthodes d'identification — Titrage des virus — Principales applications pratiques de ces méthodes.

Plein temps, sauf le samedi après-midi (novembre : 2 semaines) Nombre d'élèves : 20.

COURS DE MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE

Aspects physiques de la formation de l'image — Dispositifs — Méthodes de préparation des objets — Photomicrographie — Autoradiographie — Mesures — (Options : cryo-décapage, microscopie électronique à balayage.)

Plein temps, sauf le samedi (mars : 2 semaines). Nombre d'élèves : 8.

COURS SUR LE MARQUAGE DES ANTICORPS

Immunoadsorbants — Marqueurs fluorescents, enzymes... Application aux recherches biologiques.

Plein temps (avril : 9 journées).

COURS SUR L'APPLICATION DES RÉACTIONS D'IMMUNOFLUORESCENCE ET IMMUNOENZYMATIQUES A L'ÉTUDE DES MALADIES DE L'HOMME

Affections bactériennes et virales — Immunopathologie — Antigènes tumoraux.

Plein temps (avril : 6 journées).

Le nombre de places étant limité, il convient de déposer les candidatures plusieurs mois à l'avance. Les dates de ces cours sont susceptibles de modifications d'une année à l'autre. Les candidats retenus en seront informés en temps voulu.

Les demandes de renseignements et les candidatures doivent être adressés au :

Secrétariat Général des Enseignements
Institut Pasteur - 28, rue du Docteur-Roux
75015 Paris

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (4).

TABLE DES MATIÈRES DE L'ANNÉE 1973

P. AURIAU, P. PLUCHARD, J. de BUYSER. — Hérédité de la restauration de la fertilité mâle chez les blés hybrides. I. — Résultats préliminaires.... 315

Catherine CHRISTOPHE. — Action de la densité de plantation sur des paramètres génétiques de la Luzerne.... 67

M. DERIEUX, Rozenn KERREST, Y. MONTALANT. — Étude de la variabilité génétique de la surface foliaire et de l'activité photosynthétique chez quelques hybrides de maïs.... 95

M. DERIEUX, Rozenn KERREST, Y. MONTALANT. — Influence du gène opaque 2 sur l'activité photosynthétique d'un hybride de maïs.... 109

P. DOMMERGUES, J. GILLOT. — Obtention de clones génétiquement homogènes dans toutes leurs couches ontogéniques à partir d'une chimère d'œillet américain 83

Françoise DOSBA, Yvonne CAUDERON. — Analyse statistique du caryotype d'*Aegilops ventricosa* TAUSCH.... 133

G. DOUSSINAULT. — Comportement de 12 variétés de blé tendre vis-à-vis du Piétrin-verse (*Cercosporella herpotrichoides* FRON). Conséquences pour la sélection.... 333

J.-F. DRILLEAU, L. DECOURTYE. — Sélection de variétés de pommes à cidre résistantes à la Tavelure 115

A. GALLAIS. — Sélection pour plusieurs caractères. Synthèse critique et généralisation 183

F. KAAN. — Étude de l'hérédité de la résistance de l'Aubergine (*Solanum melongena* L.) à l'Anthracnose des fruits (*Colletotrichum gloeosporioides* f. sp. *melongenae* PENZIG FOURNET).... 127

H. KAYYAL. — Caractéristiques agroécologiques du type variétal « Haurani » de *Triticum durum* DESF. et les possibilités de son amélioration.. 245

B. LANTIN. — Les exigences en froid des bourgeons du Cassis (*Ribes nigrum* L.) et de quelques groseilliers (*Ribes* sp.).... 27

H. LATERROT. — Résistance de la Tomate au virus de la Mosaïque du Tabac. Difficultés rencontrées pour la sélection de variétés résistantes.... 287

P. LECLERCQ. — Influence de facteurs héréditaires sur la résistance apparente du Tournesol à *Sclerotinia sclerotiorum*.... 279

M. LE NARD. — Influence de la température de conservation des bulbes sur la différenciation d'organes aériens, leur élongation et la bulbification chez l'iris bulbeux hollandais, var. « Wedgwood ».... 265

P. May, A. J. Antcliff. — The fruitfulness of Grape buds. I. — Measuring bud fruitfulness on forced single-node cuttings. (La fertilité des bourgeons chez la Vigne. I. — Mesure de la fertilité des bourgeons sur des boutures à un œil, forcées) 1

P. May, K. M. Cellier. — The fruitfulness of Grape buds. II. — The variability in bud fruitfulness in ten cultivars over four seasons. (La fertilité des bourgeons chez la Vigne. II. — La variabilité de la fertilité des bourgeons chez dix cultivars pendant quatre années) 13

R. Pouget, M. Ottenwaelter. — Étude méthodologique de la résistance à la chlorose calcaire chez la Vigne : principe de la méthode des greffages réciproques et application à la recherche de porte-greffes résistants 347

Georgette Risser. — Étude de l'hérédité de la résistance du Melon (*Cucumis melo*) aux races 1 et 2 de *Fusarium oxysporum* f. *melonis* 259

G. Salesses. — Étude cytologique du genre *Corylus*. Mise en évidence d'une translocation hétérozygote chez quelques variétés de Noisetier cultivé (*C. avellana*), à fertilité pollinique réduite 59

G. Salesses. — Études cytologiques chez les Prunus. II. — Hybrides interspécifiques impliquant *P. cerasifera*, *P. spinosa*, *P. domestica* et *P. insititia* 145

A. Sarafi. — Utilisation de rayons ionisants dans l'amélioration du Haricot (*Phaseolus vulgaris* L.) 77

R. Saunier. — Contribution à l'étude des relations existant entre certains caractères à déterminisme génétique simple chez le Pêcher et la sensibilité à l'Oïdium, *Sphaerotheca pannosa* (wallr.) lev., des cultivars de cette espèce 235

B. Schweisguth. — Étude de l'hérédité de trois caractères quantitatifs chez le Poireau (*Allium porrum* L.) 45

B. Schweisguth. — Étude d'un nouveau type de stérilité mâle chez l'Oignon, *Allium cepa* L. 221

B. Schweisguth, B. Bruant. — Étude de la teneur en matière sèche de l'Oignon, *Allium cepa* L. I. — Évolution de la teneur en matière sèche au cours du développement végétatif de la plante 357

H. Touvin. — Disjonction ou non-disjonction en F_2 suivant le sens du croisement entre un mutant de blé et sa lignée d'origine 209

Mise au point bibliographique.

M. Duron, C. Brian. — Les gibbérellines : biosynthèse, action et méthodes de détection chez les végétaux supérieurs 163

Notes techniques.

J. Gondran, A. Mainer Casado. — Inoculation artificielle de la Luzerne avec *Colletotrichum trifolii* bain et essary. Classement de 19 cultivars de luzerne suivant leur résistance au parasite 367

Y. Lespinasse, G. Salesses. — Application de techniques nouvelles à l'observation des chromosomes chez les genres *Malus* et *Pyrus* 381

Informations 387

CONTENTS

P. AURIAU, P. PLUCHARD, J. de BUYSER. — Heredity of male sterility restoration in hybrid wheats. I. — First results.......................... 315

Catherine CHRISTOPHE. — Effect of plant density on Lucerne genetic parameters.. 67

M. DERIEUX, Rozenn KERREST, Y. MONTALANT. — Study of genetic variability of leaf area and photosynthetic activity in some corn hybrids... 95

M. DERIEUX, Rozenn KERREST, Y. MONTALANT. — Influence of the opaque 2 gene on the photosynthetic activity of a maize hybrid.............. 109

Françoise DOSBA, Yvonne CAUDERON. — Statistical analysis of the karyotype of *Ae. ventricosa*.. 133

G. DOUSSINAULT. — The behaviour of 12 varieties of soft wheat with regard to Eyespot (*Cercosporella herpotrichoides* FRON). Consequences for selection ... 333

P. DOMMERGUES, J. GILLOT. — Genetically homogeneous clones in all their ontogenetic layers obtained from an american pink chimera.......... 83

J. F. DRILLEAU, L. DECOURTYE. — Selection of Scab resistant apple varieties for cider and juice production.................................. 115

A. GALLAIS. — Selection for several characters. Critical synthesis and generalisation .. 183

F. KAAN. — Inheritance of Eggplant (*Solanum melongena* L.). Resistance to Fruit Anthracnose (*Colletotrichum gloesporioides* f. sp. *melongenae* PENZIG FOURNET) ... 127

H. KAYYAL. — Agrological characteristics and breeding perspectives of « Horani », a *Triticum durum* DESF. variety 245

B. LANTIN. — Chilling requirements of buds in Black currant (*Ribes nigrum* L.) and Red currant (*Ribes* sp.) .. 27

H. LATERROT. — Resistance of the Tomato to Tobacco Mosaic Virus. Difficulties in the selection of resistant varieties.......................... 287

P. LECLERCQ. — Influence of hereditary factors on the apparent resistant of Sunflower to *Sclerotinia* .. 279

M. LE NARD. — Effect of bulb storage temperature on the differentiation and elongation of the aerial organs and bulbing in the Dutch bulbous Iris cv. « Wedgwood » .. 265

P. MAY, A. J. ANTCLIFF. — The fruitfulness of Grape buds. I. — Measuring bud fruitfulness on forced single-node cuttings 1

P. MAY, K. M. CELLIER. — The fruitfulness of Grape buds. II. — The variability in bud fruitfulness in ten cultivars over four seasons 13

R. POUGET, M. OTTENWAELTER. — Methodological study of the resistance of Vine rootstocks to calcareous chlorosis : description of the method of reciprocal grafting ... 347

Georgette RISSER. — Study of the resistance of Melon (*Cucumis melo*) to races 1 and 2 of *Fusarium oxysporum* f. *melonis* 259
G. SALESSES. — Cytological study of genus *Corylus*. An heterozygotic translocation in some low male fertile varieties of Hazelnut (*C. avellana*) 59
G. SALESSES. — Cytological studies in Prunus. II. — Interspecific hybrids involving *P. cerasifera, P. spinosa, P. domestica* et *P. insititia* 145
A. SARAFI. — Use of ionizing radiations for breeding of Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) 77
R. SAUNIER. — Contribution to the study of relationships between certain characteristics of simple genetic determination in the Peach tree and susceptibility of Peach cultivars to Oidium, *Sphaerotheca pannosa* (WALLR.) LEV. 235
B. SCHWEISGUTH. — Study on the heredity of three quantitative characters of Leek (*Allium porrum* L.) 45
B. SCHWEISGUTH. — A new type of male-sterility in Onion, *Allium cepa* L. 221
B. SCHWEISGUTH, B. BRUANT. — Study of the dry matter content in Onion *Allium cepa* L. 357
H. TOUVIN. — Disjunction or non-disjunction in F_2 generation according to the cross between a wheat mutant and its original line 209

Review.

M. DURON, C. BRIAN. — Gibberellins 163

Technical notes.

J. GONDRAN, A. MAINER CASADO. — Artificial inoculation of Lucerne (Alfalfa) with *Colletotrichum trofolii* BAIN and ESSARY. Ranking of 19 lucerne cultivars according to their resistance to the parasite 367
Y. LESPINASSE, G. SALESSES. — Application of new techniques to observe chromosomes in *Malus* and *Pyrus* 381

Informations 387

Ann. Amélior. Plantes, 1973, **23** (4).

CONTENTS

H. Laterrot. — Resistance of the Tomato to Tobacco Mosaic Virus. Difficulties in the selection of resistant varieties 287

P. Auriau, P. Pluchard, J. de Buyser. — Heredity of male sterility restoration in hybrid wheats. I. — First results 315

G. Doussinault. — The behaviour of 12 varieties of soft wheat with regard to Eyespot (*Cercosporella herpotrichoides* fron). Consequences for selection 333

R. Pouget, M. Ottenwaelter. — Methodological study of the resistance of Vine rootstocks to calcareous chlorosis : description of the method of reciprocal grafting 347

B. Schweisguth, B. Bruant. — Study of the dry matter content in Onion, *Allium cepa* L. 357

Technical notes.

J. Gondran, A. Mainer Casado. — Artificial inoculation of Lucerne (Alfalfa) with *Colletotrichum trifolii* bain and essary. Ranking of 19 lucerne cultivars according to their resistance to the parasite 367

Y. Lespinasse, G. Salesses. — Application of new techniques to observe chromosomes in *Malus* and *Pyrus* 381

Informations 387

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire;* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :
a) *résumé* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion* et *conclusion* ; f) *titre et résumé* en anglais ou destiné à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborations, les fonds, les dons... ; h) *références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet*. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.), l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur etranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume, la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit *à l'état définitif* soit *à l'état de projets*, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des Annales est : 12,5 × 19 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité des tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. RIVES ; Centre de Recherches de Bordeaux, 33140 Pont de la Maye, France. On demande deux exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

Le Directeur de la publication : M.-L. CAGNAC

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 7-1974.

Dépôt légal : 3e trimestre 1974. No d'impression : 952.